

## 側抑制のある神経回路網の自己組織化

著者	田森 佳秀
学位授与機関	Tohoku University
URL	<a href="http://hdl.handle.net/10097/54994">http://hdl.handle.net/10097/54994</a>

東北大学審査博士学位論文

側抑制のある神経回路網の  
自己組織化

提出者 田森佳秀



①

東北大学審査博士学位論文

側抑制のある神経回路網の  
自己組織化

提出者 田森佳秀



論文題目 側抑制のある神経回路網の自己組織化

提出年月日

平成 3 年 / 月 21 日

博士学位論文公表目録

公表年月日	論文題目	発表雑誌及発行所名	備考
平成元年3月	神経場の自己組織化の シミュレーション	日本物理学会予稿集 29a-TC-7	第2章, 第3章
平成元年10月	側抑制のある神経網における 自己組織化 I, II	日本物理学会予稿集 4p-R-12, 10	第3章
平成元年12月	側抑制のある神経回路網の 自己組織化	心物学会第44回予稿 PSS	第2章, 第3章
平成2年4月	側抑制を持つ自己組織化 ニューロン系と Ising スピコン系	日本物理学会予稿集 2a-TM-2	第5章
平成2年4月	側抑制をもつ方向選択細胞の 自己組織化	日本物理学会予稿集 2a-TM-3	第4章
平成2年9月	側抑制のある神経回路網の 自己組織化	JNNS '90 講演論文集 P1-5	第3章
平成2年9月	神経回路網の自己組織化 による受容野	JNNS '90 講演論文集 P1-6	第5章
平成2年10月	2次元神経系における方向選択性	日本物理学会予稿 4p-PS-40	第4章, 第5章
投稿中	Fundamental Properties of a Neural System with Lateral Inhibitions and Self-organization of Receptive Fields	Biol. Cybern.	第2章, 第3章
投稿準備中	Self-organization of Receptive Fields in a Neural System and Analogy with Ising Spins		第5章

※ 備考欄には公表論文が本論文のどの部分に該当するかを記入すること。

指導教官 東北大学教授



## 目次

第1章 序論	1
1.1 研究の背景と目的	1
1.2 本書の構成	2
第2章 側抑制のある神経回路網の自己組織化	3
2.1 研究方針	3
2.1.1 入力層	3
2.1.2 側抑制層からの信号	12
2.1.3 出力層	12
2.1.4 学習アルゴリズム	16
2.2 東北大学大学院工学研究科応用物理学専攻	17
2.3 5-15の学習例	17
2.4 層内接続係数	14
2.4.1 学習初期とアンダーフィット	16
2.4.2 学習後の定常値	17
2.5 学習の平均状態の図	18
2.6 おわりに	21
第3章 出力層が4次元のモデル	23
3.1 入力パターンとベクトル空間	23
3.1.1 1次元ベクトルの入力	25
3.1.2 2次元ベクトルの入力	27
3.2 拡張化されたモデル	31



## 目 次

第1章 序論 .....	1
1.1 研究の背景及び目的 .....	1
1.2 本論の構成 .....	5
第2章 側抑制のある神経回路網の2層モデル .....	6
2.1. 発展方程式 .....	8
2.1.1. 入力項 .....	10
2.1.2. 第2層内からの寄与 .....	10
2.1.3. 膜電位方程式 .....	10
2.1.4. パルス頻度の規格化と膜電位の無次元化 .....	11
2.2. Hebbの学習則 .....	13
2.3. 層内側抑制結合 .....	14
2.4. 定常近似とアンサンブル近似 .....	16
2.4.1. アンサンブル近似 .....	16
2.4.2. 膜電位の定常値 .....	19
2.5. 学習の平衡状態の解 .....	19
2.6. まとめ .....	22
第3章 出力層が1次元のモデル .....	23
3.1 入力パターンとパターン間相関 .....	23
3.1.1. 1次元パターンの入力 .....	23
3.1.2. 2次元パターンの入力 .....	27
3.2. 抽象化された受容野 .....	31



3.3. 1次元ニューロン系に対する基本的条件 .....	33
3.3.1. 興奮クラスター存在の条件 .....	33
3.3.2. 無入力無興奮の条件 .....	40
3.3.3. 初期膜電位として静止電位を仮定 .....	40
3.4. 第1層が1次元のときのシミュレーション .....	42
3.4.1. 連続解とブロック解 .....	42
3.4.2. 高頻度入力に対する解 .....	50
3.5. 2次元パターンを入力したときの平衡解 .....	52
3.6. まとめ .....	56
第4章 2次元2層モデル .....	57
4.1. 2次元系の特徴 .....	59
4.1.1. 入力信号 .....	59
4.1.2. Arbor関数 .....	63
4.1.3. 初期状態の設定 .....	63
4.1.4. 出力関数の傾き .....	63
4.1.5. 閾値制御 .....	64
4.2. 2次元ニューロン系に対する基本的条件 .....	66
4.2.1. 興奮クラスター存在の条件 .....	66
4.2.2. 無入力無興奮の条件 .....	75
4.2.3. 初期膜電位として静止電位の仮定 .....	75
4.3. 平衡状態における平均パルス頻度 .....	80
4.3.1. 受容野 .....	80
4.3.2. 最大応答野 .....	84
4.3.3. 影響野 .....	87



4.3.4. レチノトピーと方向選択性との関係 .....	93
4.4. まとめ .....	96
第5章 物理系とのアナロジー .....	98
5.1. Isingスピンの平均場理論 .....	99
5.2. このモデルに対応する2次元Isingスピン系 .....	101
5.3. 自己場と様々な解 .....	103
5.4. まとめ .....	106
第6章 総括と結論 .....	108
謝辞 .....	114
付録A. 規格化及び無次元化された量と元の量との関係 .....	117
付録B. 膜電位の定常値の時間変化 .....	119
付録C. 生理学的な知見についてのまとめ。 .....	121
付録D. シナプスの可塑性とより現実的なモデルの提案 .....	126
参考文献 .....	134



## 第1章 序論

この章では、序章として、生理学的背景を簡単に述べ、本研究の神経系の可塑性研究における位置付けを明確にし、本研究の動機となった生理学実験などを紹介する。その後で最後に本研究の目的を掲げる。この章の最後に本論文の構成を要約する。

### 1.1. 研究の背景及び目的

脳は、生体器官の中でもっとも複雑な器官であることは疑う余地は無いが、その機能のうちで最も特徴的なことは、外界からの情報を受けて自らをそれに適応させて行く可塑性を持つ事であろう。神経系の可塑性を最初にはっきりと示したのは、Hubel and Wiesel (1963)による視覚奪取の研究からである。仔ネコで眼瞼を閉じて視覚入力を絶つと、第一次視覚野ニューロン活動が低下するというもので、原因は外側膝状体から第1次視覚野へ終末するシナプスで起きている、結合強度の変化及びその可塑性の変化であった。すなわち、遺伝的に決定されている特殊経路が、異常な視覚体験によって障害されて変化が起こるという結果である。ネコの視覚野に方向選択ニューロンが存在することを実験的に示したのも、Hubel and Wiesel(1959)である。しかも、この方向選択ニューロンは、その適方向が、皮質上のニューロンの位置がずれていくにつれて、連続的に変化するのである。

脳は千数百億もの神経細胞の集合体であり、それぞれの神経細胞の結合部であるシナプスの数は神経細胞一個あたり数十～数万個と言われている。遺伝子にその結合状態を蓄えるにはあまりに情報量が大き過ぎるため、哺乳動物の脳は、未成熟な状態で生れてくる(『脳』, 久保田競, 水野昇, 山本長三郎, 1990)。特に視覚領ニューロンは生後数週間の間、視覚環境に大きく影響を受ける。例えば、生後間もないネコを縦縞模様の部屋で飼育すると、第1次視覚野において、縦縞に大きく反応するニューロンがほとんどになる事が知られている (Blakemore and Cooper, 1970)。この縦縞で飼育したネコを臨界期と呼ばれる時期を過ぎてか



ら正常な環境に戻しても、もはや正常なネコのような反応を獲得する事は無い。このような臨界期までの現象が、神経回路網モデルの系でも見られるかどうかを調べてゆく。このような神経網の自己組織化はどのような機構で生じているのだろうか？また、脳は第一次感覚野、連合野とも機能が非常に異なるにもかかわらず解剖学的には非常に似通っている。すなわち、どちらかの機構を理解する事ができれば、他方の機構を理解できる可能性がある。本研究では、その機能が詳細に調べられている哺乳動物の第1次感覚野の可塑性を糸口として調べてゆく。

一方、多くの脳を理論的に取り扱うアプローチもなされてきた。Hebb (1949)は、入力を認識したとき、その認識能力が強まる事を、心理学的な考察により提案した。このいわゆるHebb則は、その後多くの可塑性の理論で取り扱われることになる。またMcCulloch and Pitts (1943)は、ニューロンの動作を機能素子という立場からモデル化した。これは、ニューロンは多くの他のニューロンからパルス頻度を入力として受け取っていて、この入力の大きさに重みを掛けて足し合わせたものがそのニューロンの出力パルス頻度に寄与するというものである。このようにモデル化されたニューロンを形式ニューロンという。本研究でもこの考えを受け入れて、形式ニューロンの集団のマクロな振舞いを研究するという立場をとる。

可塑性研究については、小脳の可塑性についてのMarr(1969)の研究がある。登上繊維の信号と平行繊維の信号が同じプルキンエ細胞の上にやってくると、その間で干渉が起こり、その平行繊維とプルキンエ細胞の間のシナプス結合の強さが可塑的に変わると考えたものである。このモデルは実験的にも調べられている(Ito, Sakurai, and Tongroach, 1982)。

大脳のニューロンは、小脳のニューロンがわずか5種類しか存在しないのに対し(Kuffler, Nicholls, Martin, 1984)、非常に多種多様にわたっており、理論的解析を困難なものにしている。大脳の自己組織化の問題のうちでも、比較的詳しく研究されているのは視覚神経系で、理論的解析として、Malsburg (1973), Takeuchi and Amari (1979), Linsker (1986), Amari (1988), Tanaka (1990) 等の研究がある。Malsburg (1973)の研究は、入力層に棒状のパターンを提示したと



きに起きる出力層の反応の変化を調べたものである。Takeuchi and Amari (1979)の研究は、ニューロン層の活動を連続的な神経場として取り扱い、連続的な受容野の変分安定性を、その連続性を利用することによって議論している。Linskerは、自然発火入力分布をニューロン層に与え、多層にわたる情報伝達を考えたモデルのシミュレーションを行っている。Tanaka (1990)は、神経系の可塑性をシナプス密度面の可塑性としてとらえ、平衡状態をポッツスピンの熱平衡状態であらわし、数値計算によって眼優位性などのコラム形成を示している。これらの理論では、側抑制結合が重要な役割を果たしており、神経生理学的にもこのような結合が存在することが論じられている (Creutzfeldt, Kuhnt and Benevento, 1974)。本研究の目的は、これらの研究を発展させ、特に方向選択性の自己組織化が、提出される神経回路網モデルで起きることを示す事である。

従来の生理実験では、多くのニューロンの振舞いを同時に計測することが、困難であったために、「あるニューロンのインパルス発射に影響を与えうる網膜上の部位」(Hartline, 1940)である受容野を調べる実験が主体となっていた。しかし、近年膜電位感受性色素を用いた実験が可能になり、広範囲にわたるニューロンの活動を、同時に計測することが可能になってきた (Grinvald et al. 1988, Kamino et al. 1989, Komuro et al. 1989, Iijima et al. 1989)。本研究では提出される神経回路網モデルの範囲で、受容野や、あるパターンに対する広範囲にわたるニューロンの活動を調べ、これらの実験と定性的な比較を試みる。

また、神経回路網モデルは、一般に、非常にたくさんの未知パラメーターを含むため、それらのパラメーター全てについて、シミュレーションを行なうことは不可能である。そこで、系統的なシミュレーションを行なうために、モデルに含まれる数多くのパラメーターの間の関係を解析的な方法を用いて導き、適当なパラメーターの組を選択することが重要な問題となってくる。

以上のことを踏まえ、本研究の目的を要約すると次のようになる。

- (1) 側抑制層内結合を持つ2次元の神経回路網モデルが、自己組織化の結果、学習の平衡状態でどのような応答を示すようになるか示し、特に方向選択性の



自己組織化がこの神経回路網モデルで起こることを示す。

- (2) 始めは、1次元のモデルからはじめて、この側抑制を持つ神経回路網モデルの基本的な性質を明らかにし、パラメーターの組を選択する基礎資料とする。



## 1.2. 本論の構成

第1章は序章として、生理学的背景を簡単に述べ、本研究の神経回路網の可塑性研究における位置付けを明確にし、本研究の動機となった生理学実験などを紹介する。その後で本章の最後で本研究の目的を掲げる。

第2章は、本研究で取り扱ったモデルを示す。更に、解析を容易にするために断熱近似とアンサンブル近似を施して方程式系を書き換える。結果として、学習の平衡状態における全受容野の方程式を提出する。本研究では1次元のモデルと2次元のモデルを分けて取り扱うが、2次元モデルの見通しを良くするために、この章のモデルの提出の段階では、敢えて1次元であるか2次元であるかを言わずに議論を進める。

第3章は第2層が1次元であるモデルについて詳しく調べた結果を報告する。この章では第1層が1次元のモデルと2次元のモデルを取り扱う。また、解析的にパラメーター間の条件を求め、それに基づいたシミュレーションを行う。

第4章は2層とも2次元であるモデルに縞模様のパターンを提示し、受容野、最大反応野、影響野を求めた結果について報告する。また、2次元においてもパラメーター間の条件を求め、これを元に決められたパラメーターを持つ系の平衡状態の解を求める。

第5章では、本研究のモデルを形式的に物理系に対応させて、ハミルトニアンを求め、物理学の処方に基づいた理解を試みる。また、生物系で初めて現れてくる項についても物理系に対応させた理解を試み、生物系の多様性及び柔軟性について考察する。

第6章は本研究全体にわたる総括と結論の章である。最後に付録として、本研究を踏まえた可塑性研究のための新しい学習則を提案する。



## 第2章 側抑制のある神経回路網の2層モデル

脳を情報処理装置としてみた場合、多くの他のニューロンからの入力パルス頻度を一つのニューロンが受けとり(収束)、その入力を加算した処理結果を、多くのニューロンにパルス頻度として伝達する(発散)という非常に単純なユニットの集合体として、単純化することが近似的に可能である。本研究ではこれを受入れて、ニューロンを情報処理の最小単位として取り扱う。

視覚系の情報の流れをたどってみると、網膜は単に入力強度の分布しか受取っていない。ところが、第1次視覚野では、傾きを持った棒に反応するニューロンが出現する。網膜神経節細胞、外側膝状体、第1次視覚野と続く神経伝達経路のどこの部位で、このような情報の変換が行なわれているかは、動物によって多少異なっているようである。本研究では神経領野を特定せずに、方向選択性を獲得していない部位として第1層を考え、方向選択性を獲得する部位として第2層を考える事にする。

第1層のニューロンから第2層のニューロンへのシナプス結合強度は、神経興奮の時定数に比べてゆっくりと変化する。また、第2層内にはメキシカンハット型の側抑制的な結合が存在する事が広く知られている(図2.1)(塚原仲晃『脳の情報処理』)。一般にこの結合は非可塑的で、狭い興奮性結合強度と、広範囲にわたる抑制性結合強度との重ね合わせと考えることができる。本研究ではこの側抑制結合を非可塑的であるとして、その存在の下で層間結合の自己組織化を調べる。



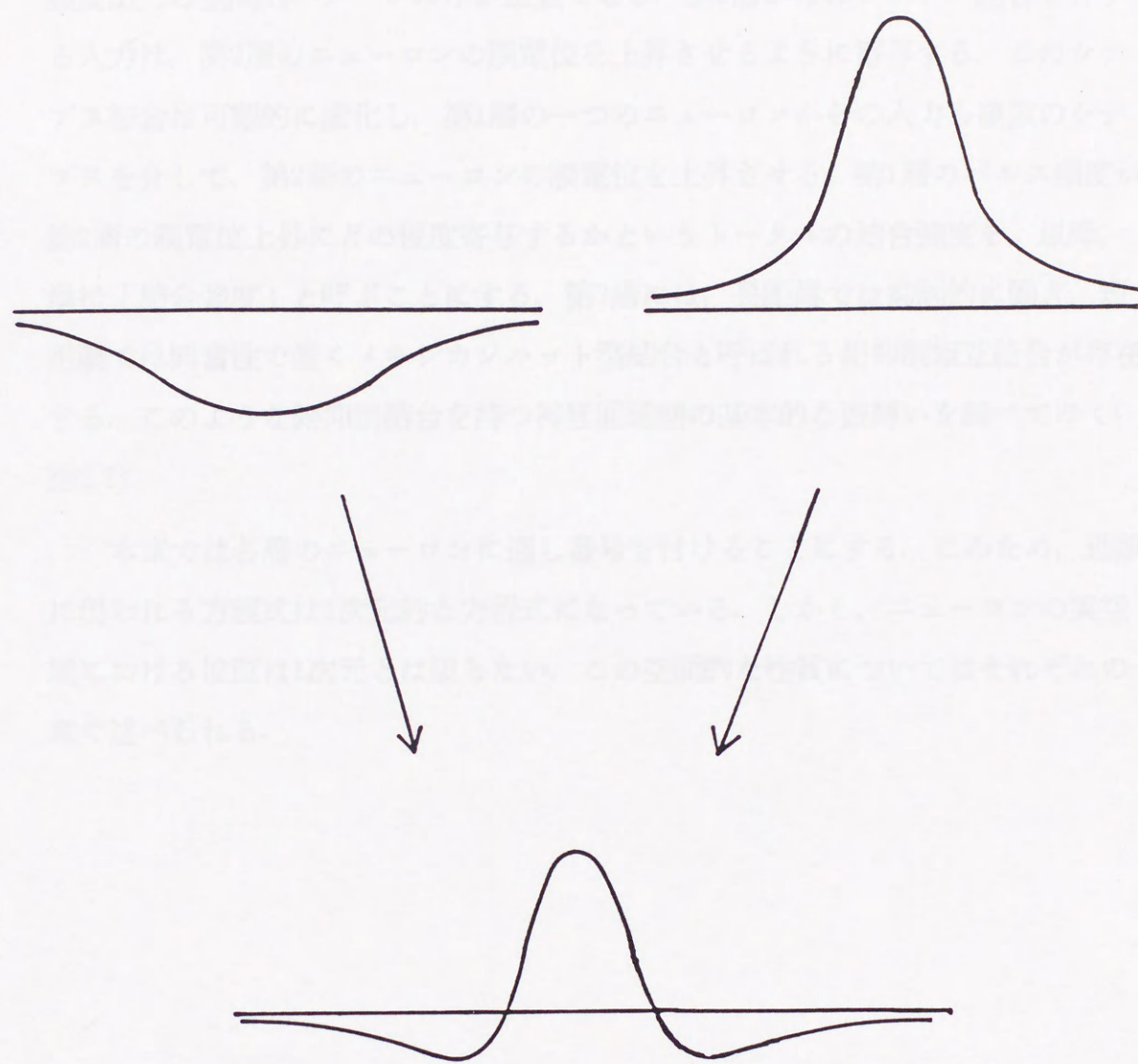


図2.1 側抑制型層内結合強度(メキシカンハット結合)の模式図  
 広く広がった抑制制結合強度と狭い興奮制結合強度の重ね合わせと考えることができる。



## 2.1. 発展方程式

第1層(入力層)から第2層(出力層)への情報伝達を持つ2層のモデルを考える. 第1層は第2層へパルス頻度の入力を与えるための層で, この層においてはパルス頻度出力の空間的パターンのみが重要である. 第1層からのシナプス結合を介する入力は, 第2層のニューロンの膜電位を上昇させるように寄与する. このシナプス結合は可塑的に変化し, 第1層の一つのニューロンからの入力も複数のシナプスを介して, 第2層のニューロンの膜電位を上昇させる. 第1層のパルス頻度が第2層の膜電位上昇にどの程度寄与するかというトータルの結合強度を, 以降, 単に「結合強度」と呼ぶことにする. 第2層には, 長距離では抑制的に働き, 短距離では興奮性で働くメキシカンハット型結合と呼ばれる側抑制相互結合が存在する. このような側抑制結合を持つ神経回路網の基本的な振舞いを調べてゆく(図2.2).

本章では各層のニューロンに通し番号を付けることにする. このため, 理論に現われる方程式は1次元的な方程式になっている. しかし, ニューロンの実空間における位置は1次元とは限らない. この空間的な性質についてはそれぞれの章で述べられる.



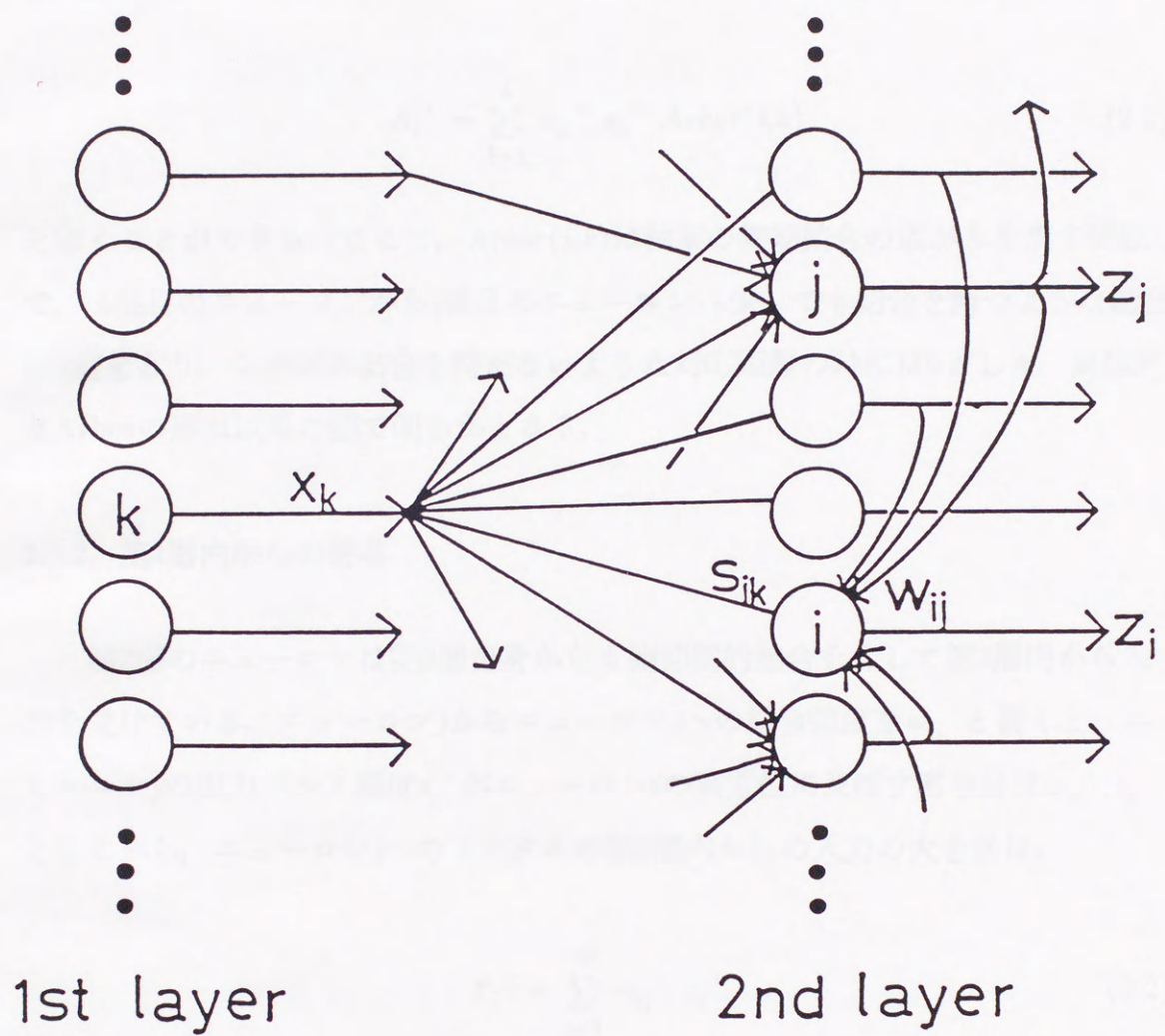


図2.2 側抑制のある神経回路網の2層モデル



### 2.1.1. 入力項

第1層のニューロン $k$ のパルス頻度を $x_k'$ とすると、この入力第2層のニューロン $i$ の膜電位上昇に及ぼす寄与は $s_{ik}' x_k'$ のように結合強度 $s_{ik}'$ の重みをかけて表すことができる。第2層ニューロン $i$ は第1層の多くのニューロンからの入力を受けているので、第1層がニューロン $i$ に及ぼす寄与は、

$$A_i' = \sum_{k=1}^L s_{ik}' x_k' Arbor(i,k) \quad (2.1)$$

と書くことができる。ここで、 $Arbor(i,k)$ は軸索の初期結合の広がりを表す関数で、 $k$ 番目のニューロンから $i$ 番目のニューロンへ少しでも結合を持つような場合1の値をとり、シナプス結合を持たないような対応距離の時には0とした。具体的な $Arbor$ の形は以降の節で明らかとなる。

### 2.1.2. 第2層内からの寄与

第2層のニューロンは第2層自身からも側抑制的結合を介して第2層内から入力を受けている。ニューロン $j$ からニューロン $i$ への結合強度を $w_{ij}'$ と書くと、ニューロン $j$ の出力パルス頻度 $z_j'$ がニューロン $i$ の膜電位に及ぼす寄与分は $w_{ij}' z_j'$ となるから、ニューロン $i$ へのトータルの第2層内からの入力の大きさは、

$$F_i' = \sum_{j=1}^N w_{ij}' z_j' \quad (2.2)$$

となる。

### 2.1.3. 膜電位方程式

膜電位の発展方程式は入力を与えられず( $A_i' = 0$ )、従って興奮出力も無い( $F_i' = 0$ )時に第2層ニューロンの膜電位は数msecで静止電位 $\phi_0$ に達することを考え合わせ、



$$\tau \dot{u}_i' = -u_i' + F_i' + A_i' + \phi_0 \quad (2.3)$$

$$z_i' = f' [ u_i' - h' ] \quad (2.4)$$

と書く。ここで、時定数 $\tau$ は数 $msec$ のオーダーである。ここで $h'$ とは閾電位で、膜電位がこの電位にまで上昇するとニューロンは神経パルスを出力し始める。

#### 2.1.4. パルス頻度の規格化と膜電位の無次元化

ここで計算の便宜のために、膜電位 $u_i'$ を静止電位 $\phi_0$ から測った電位を静止電位の大きさ程度の電位 $\lambda$  ( $\sim |\phi_0|$ )で無次元化しておく。また、パルス頻度は最大値で規格化することにして、 $z_i'$ ,  $x_k'$ ,  $s_{ik}'$ ,  $w_{ij}'$ 等を書き換えると (2.1)-(2.4)は以下のようにまとめ直すことができる(図2.3)。

$$A_i = \sum_{k=1}^L s_{ik} x_k Arbor(i,k) \quad (2.5)$$

$$F_i = \sum_{j=1}^N w_{ij} z_j \quad (2.6)$$

$$\tau \dot{u}_i = -u_i + F_i + A_i \quad (2.7)$$

$$z_i = f [ u_i - h ] \quad (2.8)$$

規格化及び無次元化された量と、元の量との関係は付録Aにまとめてある。



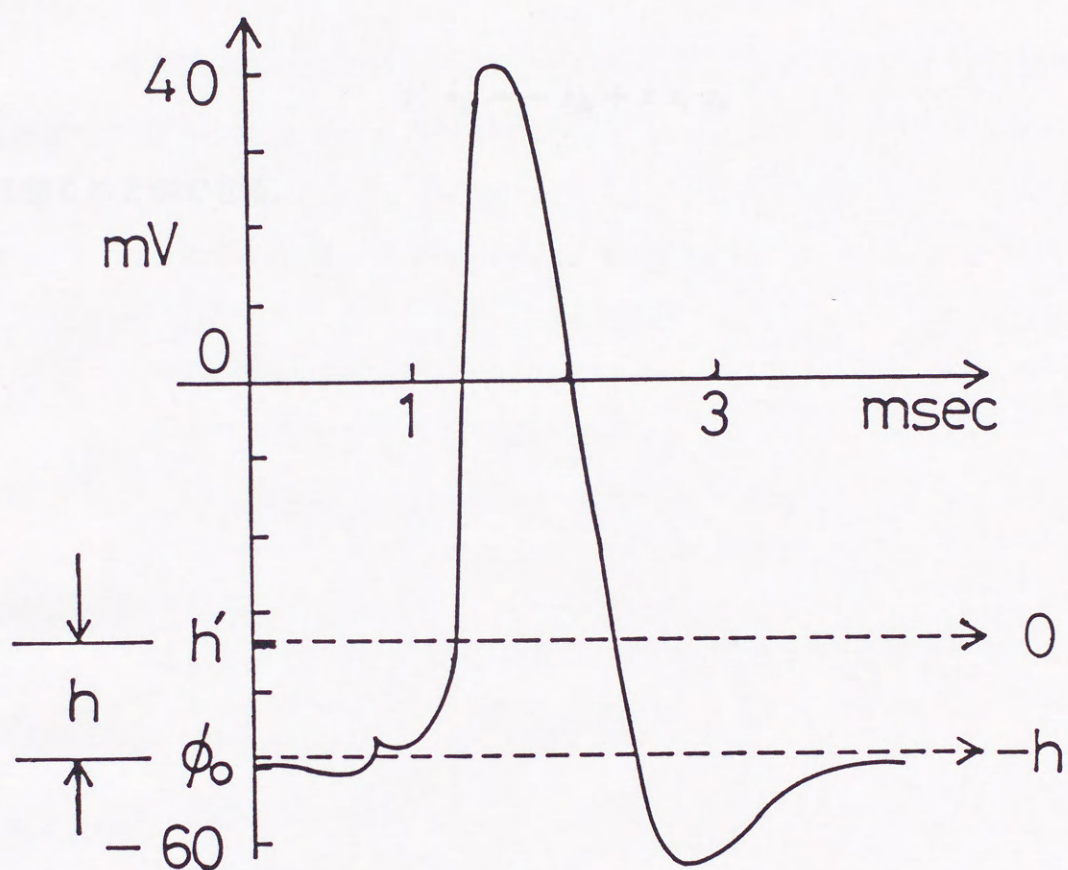


図2.3 典型的な活動電位の形とモデルのパラメーター



## 2.2. Hebbの学習則

第1層から第2層へのニューロン間の結合強度は可塑的であり，その学習に，最も基本的な学習規則であるHebb則を用いた．Hebb則とは，入力パルス頻度があつたときに第2層のニューロンも興奮していた場合に，その2つのニューロン間の結合強度を強めるというものである．Hebbの学習則を取り入れた学習方程式は，

$$\tau' \dot{s}_{ik} = -s_{ik} + c z_i x_k \quad (2.9)$$

と書くことができる．



### 2.3. 層内側抑制結合

層内側抑制結合 $w_{ij}$ は長距離で抑制性、短距離で興奮性に働くメキシカンハットの型の結合強度であるが、この層内結合を簡単の為に井戸型近似する(図2.4). この井戸型近似した層内側抑制結合は

$$w_{ij} = \tilde{w}(|\mathbf{r}_i - \mathbf{r}_j|) \quad (2.10)$$

と書くことができる.  $\mathbf{r}_i, \mathbf{r}_j$ はニューロンの位置で、第3章で取り扱う第2層が1次元のモデルでは、ニューロンは等間隔で配置されているので、単にニューロンの通し番号をその位置とし、 $\mathbf{r}_i = i, \mathbf{r}_j = j$ である. 第4章で取り扱われる2次元のモデルでは、これらの位置ベクトルはそのまま2次元平面内のベクトルを表す. ここで $\tilde{w}$ は井戸型近似されたメキシカンハット関数で、

$$\tilde{w}(x) = \begin{cases} E & \text{if } x \leq r_e \\ -I & \text{if } r_e < x \leq r_i \\ 0 & \text{if } r_i < x \end{cases} \quad (2.11)$$

のような形をしている. 但しパラメーターを以下のように定義する.

$E$ : 興奮性層内結合の大きさ

$I$ : 抑制性層内結合の大きさ

$r_e$ : 興奮性結合強度の届く距離

$r_i$ : 抑制性結合強度の届く距離



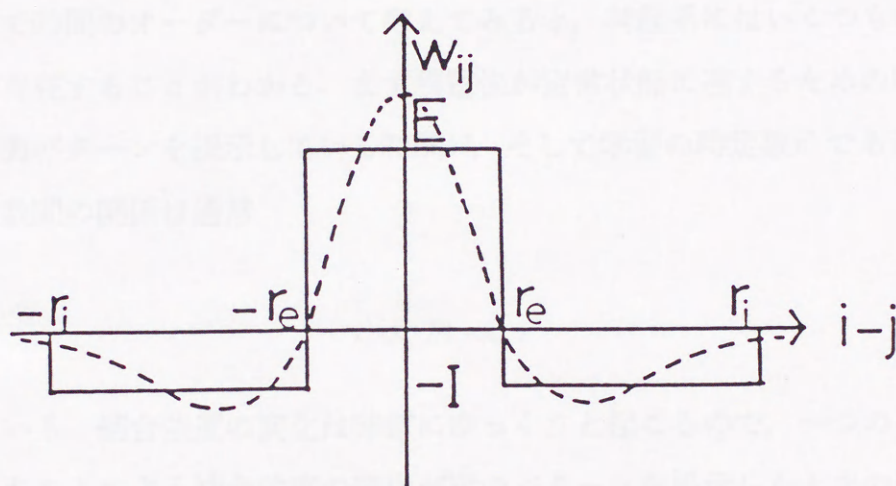


図2.4 井戸型近似された側抑制層内結合強度(メキシカンハット関数)



## 2.4. 定常近似とアンサンブル近似

### 2.4.1. アンサンブル近似

時間 $\tau'$ で学習が起こる間に様々な入力が入ってくることが考えられる。このような外界からの入力の集合を入力アンサンブルと呼ぶ。この入力アンサンブルの構造に神経回路網モデルが適応してゆく過程が学習である。この入力アンサンブルに含まれるパターンを区別するために、入力 $x_k^\mu$ のように添え字 $\mu$ を右肩に付けておく。また入力パターンは $x_k^\mu$ を要素に持つベクトルと考えられるので、これを入力パターン $\mathbf{x}^\mu$ のように書くことにする。

ここで時間のオーダーについて考えてみると、神経系にはいくつもの時間スケールが存在することがわかる。まず膜電位が定常状態に達するための時定数 $\tau$ 。更に、入力パターンを提示している時間 $\delta t$ 、そして学習の時定数 $\tau'$ である。これらの時定数間の関係は通常

$$\tau \ll \delta t \ll \tau' \quad (2.12)$$

となっている。結合強度の変化は非常にゆっくりと起こるので、一つのパターンを提示したことによる結合強度の変化が次のパターンを提示したときの結合強度変化に与える影響は殆ど無いと考えられる。第2層ニューロンの出力パターン $\mathbf{z}^\nu$ と、異なる入力パターン $\mathbf{x}^\mu$ との間の相関が $\tau$ のオーダーの時間だけ存在するが、この影響を十分無視できる時間 $\delta t$ 、各パターンを提示することにする(図2.5)。また、 $\mu, \nu$ 番目のパターンを提示したときのものであるという意味で添え字 $\mu, \nu$ を付してある。

学習は非常にゆっくりと行われ、各入力はその出力が定常値に十分留まる間提示されるので、入力アンサンブルについての平均を施す近似を考えることができる。その際 $s_{ik}$ と $x_k^\nu$ についての平均を独立に行うという近似をすることにする。このアンサンブル近似を施した学習方程式は

$$\tau' \langle \dot{s}_{ik} \rangle = - \langle s_{ik} \rangle + c \sum_{\nu=1}^M p_\nu z_i^\nu x_k^\nu \quad (2.13)$$







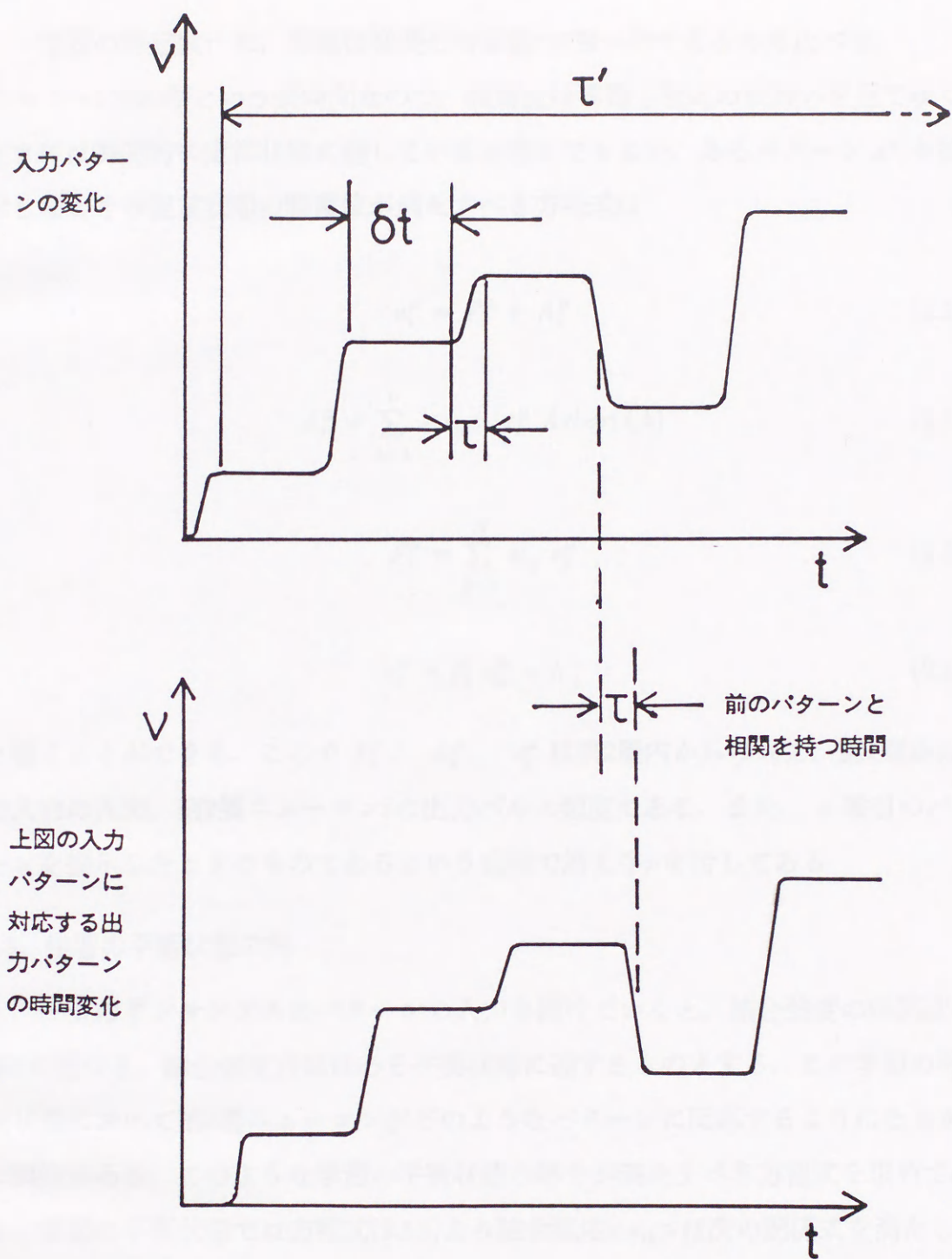


図2.5 各タイムスケールの関係

膜電位の時定数  $\tau$  よりも十分に大きな時間  $\delta t$  の間だけ、それぞれのパターンを提示する。本研究で注目している学習の時定数  $\tau'$  は、更にこれよりずっと大きく、この時間内に入力アンサンプルの全てのパターンが提示されると考える。ひとつ前に提示された入力パターンに対応する出力パターンと、次の入力パターンとが相関を持つ時間は膜電位の時定数  $\tau$  程度である。



### 2.4.2. 膜電位の定常値

学習の時定数 $\tau'$ は、膜電位発展の時定数 $\tau$ が数 $m$ 秒であるのに比べて、 $\tau' = 1 \sim 10000$ 秒という長時間なので、膜電位は学習方程式の振舞いを見てゆくときには瞬間的に定常状態に達していると考えてもよい。あるパターン $x^\mu$ を提示したときの定常状態の膜電位が満たすべき方程式は

$$u_i^\mu = F_i^\mu + A_i^\mu \quad (2.14)$$

$$A_i^\mu = \sum_{k=1}^L \langle s_{ik} \rangle x_k^\mu \text{Arbor}(i,k) \quad (2.15)$$

$$F_i^\mu = \sum_{j=1}^N w_{ij} z_j^\mu \quad (2.16)$$

$$z_i^\mu = f[u_i^\mu - h] \quad (2.17)$$

と書くことができる。ここで $F_i^\mu$ 、 $A_i^\mu$ 、 $z_i^\mu$ は第2層内からの入力、第1層からの入力の入力、第2層ニューロン $i$ の出力パルス頻度である。また、 $\mu$ 番目のパターンを提示したときのものであるという意味で添え字 $\mu$ を付してある。

### 2.5. 学習の平衡状態の解

一つのアサンブルのパターンの入力を続けていくと、結合強度の時間変化は0に近づき、結合強度自体はある平衡状態に達するものとする。この学習の平衡状態において第2層ニューロンがどのようなパターンに反応するようになるかに興味がある。このような学習の平衡状態の解をが満たすべき方程式を求めてみる。学習の平衡状態では方程式(2.13)より結合強度 $\langle s_{ik} \rangle$ は次の関係式を満たしている。

$$\overline{\langle s_{ik} \rangle} = c \sum_{\nu=1}^M p_\nu \overline{z_i^\nu} x_k^\nu \quad (2.18)$$

ここで、 $\overline{z_i^\nu}$ は学習の平衡状態における結合強度、 $\overline{\langle s_{ik} \rangle}$ 、のもとでの、パターン



$x^\nu$ に対するニューロン $i$ の反応である。又、ニューロン $i$ を興奮させられるパターンの番号 $\nu$ の範囲(ニューロン $i$ の受容野)にあるパターン $x^\nu$ について、 $\bar{z}_i^\nu$ は大きな値をとる。そこで、以降、 $\bar{z}_i^\nu$ を平衡受容野と呼ぶことにする。この平衡受容野 $\bar{z}_i^\nu$ を求めることができれば、(2.18)式より平衡状態の結合強度 $\overline{s_{ik}}$ を求めることができる。この平衡受容野 $\bar{z}_i^\nu$ が満たすべき方程式は、(2.14)-(2.17)式を平衡状態の膜電位、出力パルス頻度(平衡受容野)でおきかえた

$$\bar{u}_i^\mu = \bar{F}_i^\mu + \bar{A}_i^\mu \quad (2.19)$$

$$\bar{A}_i^\mu = \sum_{k=1}^L \overline{s_{ik}} x_k^\mu Arbor(i, k) \quad (2.20a)$$

$$= c \sum_{\nu=1}^M p_\nu v_{\mu\nu}^{(i)} \bar{z}_i^\nu \quad (2.20b)$$

$$\bar{F}_i^\mu = \sum_{j=1}^N w_{ij} \bar{z}_j^\mu \quad (2.21)$$

$$\bar{z}_i^\mu = f[ \bar{u}_i^\mu - h ] \quad (2.22)$$

各変数の上に付けたバーは平衡状態のものであることを示す。に(2.18)式を代入して整理すると、最終的に

$$\bar{z}_i^\mu = f[ \sum_{j=1}^N w_{ij} \bar{z}_j^\mu + c \sum_{\nu=1}^M p_\nu v_{\mu\nu}^{(i)} \bar{z}_i^\nu - h ] \quad (2.23)$$

と求まる。但し、 $v_{\mu\nu}^{(i)}$ は

$$v_{\mu\nu}^{(i)} = \sum_{k=1}^L x_k^\nu x_k^\mu Arbor(i, k) \quad (2.24)$$

という形をしており、パターン $x^\mu$ と $x^\nu$ の間の一種の相関をあらわす。



本研究では、先ず(2.23)式を用いて平衡受容野の解 $\overline{z_i^u}$ を求めてから、 $\overline{z_i^u}$ を(2.18)式に代入して、平衡状態の結合強度 $\langle s_{ik} \rangle$ を求める。更に、その解が学習方程式の平衡状態になっているかどうかを、元の学習方程式(2.13)に戻って安定性を確かめるという方法をとる。



## 2.6. まとめ

第1層からの入力を層間のニューロン同士の結合強度を介して受け取り、また第2層の出力が層内側抑制結合を通して入力となる、神経回路網の2層モデルの膜電位の発展方程式を提出し、方程式の中の変数を無次元化した。更に層間の結合強度の学習方程式を書き、これに断熱近似とアンサンブル近似を用いて平衡受容野の方程式を導出した。元の方程式は第1層の全てのニューロンから、第2層の全てのニューロンへの結合を含み、無限個の入力パターンを受け取る可能性のある、解析の非常に困難なものであった。平衡受容野の方程式の形に書くことによって、解析的取扱が容易になるだけでなく、計算機で計算可能な時間で平衡状態を求め、それに近い状態からの時間発展を追うというシミュレーションを行うことが可能になる。

ここで求めた方程式は敢えて、第2層と第1層の次元を限定しなかった。これにより、ニューロンに一次元的な番号付けを行うことによって、方程式を形式的に1次元的に書くことができた。このため、ニューロンの空間的配置を結合強度の分布に反映させることによって、どのような次元を表現することも可能となる汎用性の高いモデルになっている。このことは、以降の章でより複雑な系を、解析的に取り扱うにあたって非常に有用となった。



### 第3章 出力層が1次元のモデル

神経回路網2層モデルを研究するにあたり、第一段階として第2層ニューロンが一次元的に配列され、入力パターンが1次元のパラメータを持つようなモデルについて調べる。

#### 3.1. 入力パターンとパターン間相関

このモデルに於いて、入力パターンは、(2.24)式のパターン間の空間相関にだけ含まれていて、実際に(2.23)式の解となっている平衡状態に影響を及ぼすのは、パターン間相関と初期結合の範囲である。そこで、1次元の第1層に、単峰で、その位置が連続的にずれている入力アンサンブルの場合と、2次元的なスリットをその中心の周りで連続的に角度を変えて与える入力アンサンブルについて、具体的な例と、そのパターン間の空間相関 $v_{\mu\nu}^{(i)}$ がどうなっているかを示す。

##### 3.1.1. 1次元パターンの入力

1次元的にニューロンが配置されている第1層に、単峰の興奮を持つパターンが、色々な位置に提示されるモデルを考える(図3.1)。簡単のため、これらのパターンのニューロンの状態は1か0の2値を取るものとする。興奮が1のニューロンの並んでいる幅を $a$ とする。それぞれの興奮クラスターの中心の位置をパターンの番号 $\mu$ にとる。この入力アンサンブルでは、興奮クラスターの位置がパラメータになっており、次節の2次元面へ提示したスリットパターンの方向 $\theta$ のような、1次元パラメータを持つモデルを研究する第一歩にもなっている。入力パターンの位置のトポロジーと、出力興奮パターンの位置のトポロジーが一致しているかどうかを議論することによって、レチノトピーのような問題を扱うことも可能になる。

ここでは比較的神経系の狭い領域 (ハイパーコラムの程度の大きさの領域)を



想定し，簡単のため軸索の広がり制限する Arbor 関数の値を常に1として，軸索は第2層のニューロン $i$ によらずに，第2層全域に広がれるという仮定をしておく．

このような幅 $a$ を持つ，単峰の入力興奮パターン<sup>1</sup>の中心の位置を入力アンサンブルのパターンに付された番号 $\mu$ として採用すると，パターン間の空間相関 $v_{\mu\nu}^{(i)}$ は

$$v_{\mu\nu} = \begin{cases} 0 & (|\mu - \nu| > a) \\ (a - |\mu - \nu|) & (|\mu - \nu| \leq a) \end{cases} \quad (3.1)$$

となり，(図3.2a,b)のような形をしている．Arbor内を常に1としたので，添え字 $i$ は除いた．



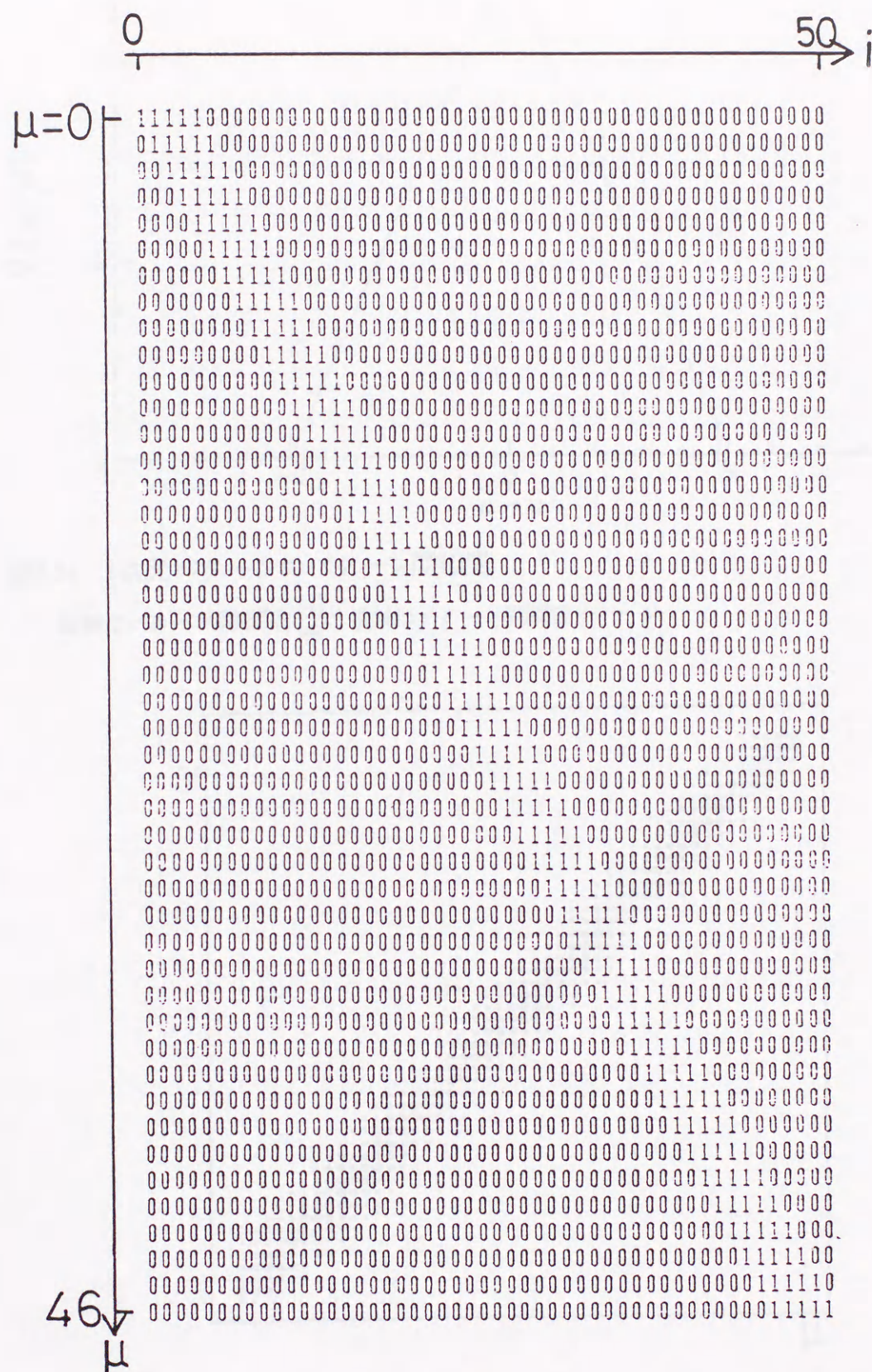


図3.1 1次元入力層に入力された入力アンサンブル  
横軸は第1層上の位置  $k$ ，縦軸はパターンの番号  $\mu$  である。



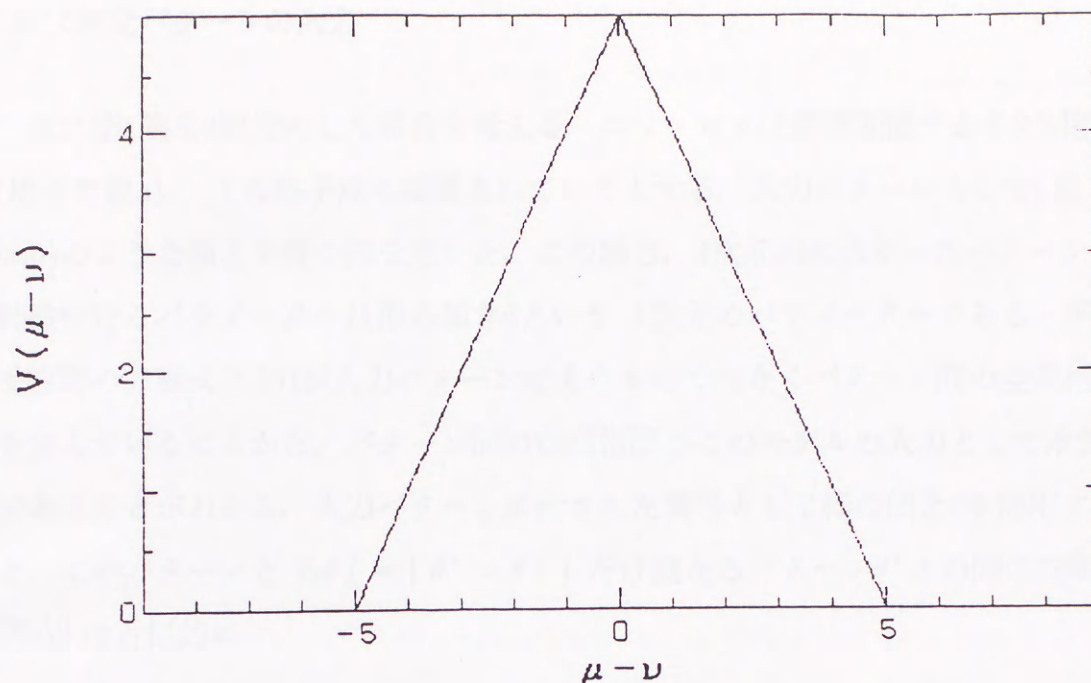


図3.2a 1次元パターンのパターン間相関

縦軸はパターン間相関 $v_{\mu\nu}^{(i)}$ , 横軸はパターン間距離  $\mu - \nu$ .

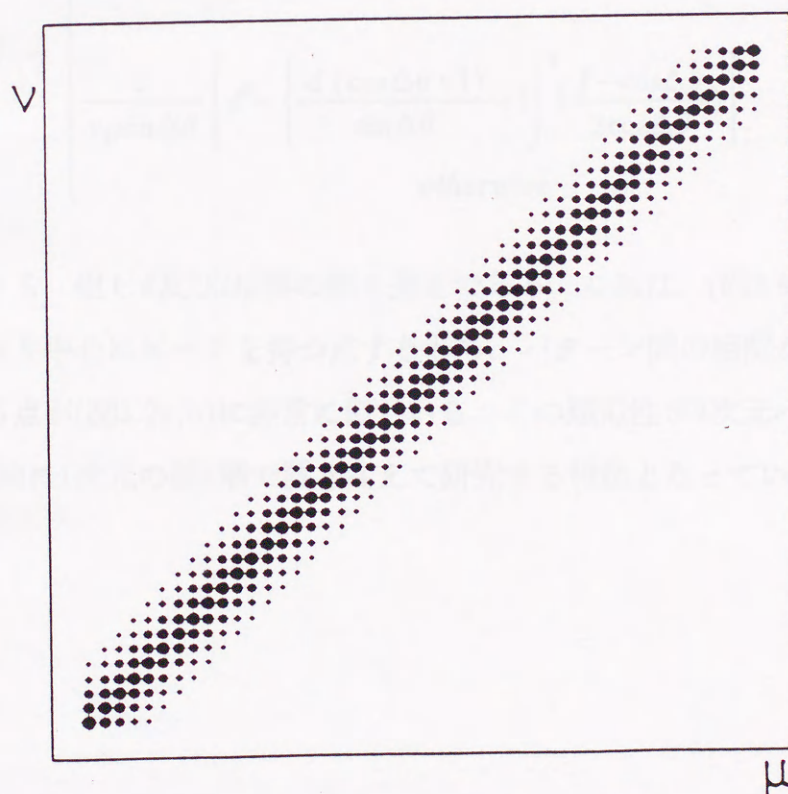


図3.2b 1次元パターンのパターン間相関

パターン  $\mu$  ( $= 0 \sim 46$ ) とパターン  $\nu$  ( $= 0 \sim 46$ ) の相関の大きさを黒丸の半径で表したもの. 0~最大値5までの間を10段階で評価した.



### 3.1.2. 2次元パターンの入力

次に第1層を2次元にした場合を考える。ニューロンは最密配置である3角格子(格子常数 $a$ )上の格子点に配置されているとする。入力パターンとして(図3.3a,b)のような傾きを持つ棒を用いた。この場合、2次元的に広がったパターンを特徴付けるパラメーターは棒の傾き $\theta$ という1次元のパラメーターである。平衡受容野の方程式(2.23)が入力パターン $x_k^i$ そのものではなくパターン間の空間相関を含んでいることから、パターン間の空間相関がこのモデルの入力として本質的であることがわかる。入力パターンに付された番号として棒の傾き $\theta$ を採用すると、このパターンと $\Delta\theta (= |\theta' - \theta|)$ だけ異なるパターン $\theta'$ との間の空間相関 $v_{\theta\theta'}^{(i)}$ は近似的に

$$v_{\theta\theta'}^{(i)} = \begin{cases} \frac{d^2}{u_0 \sin \Delta\theta} & \text{if } \left( \frac{d (\cos \Delta\theta + 1)}{\sin \Delta\theta} < l \right) \\ \frac{1}{u_0 \sin \Delta\theta} \left[ d^2 - \left\{ \frac{d (\cos \Delta\theta + 1)}{\sin \Delta\theta} - l \right\}^2 \left( \frac{1 - \cos \Delta\theta}{2 \cos \Delta\theta} \right) \right] & \text{otherwise} \end{cases} \quad (3.2)$$

と書くことができる。但し $d$ 及び $l$ は棒の幅と長さである。これは、(図3.4a,b)のような形をしており中心にピークを持つ点すなわち、パターン間の相関が大きいときに大きくなる点が(図3.2a,b)に非常に似ている。この類似性が2次元パターンの傾き $\theta$ を、近似的に1次元の第1層で置き換えて研究する根拠となっている。





図3.3a 2次元入力層に入力された入力アンサンプル(その1)

2次元の入力層(サイズ $50 \times 50$ の3角格子)の中心を回転の中心として棒パターンを $0^\circ \sim 180^\circ$ まで回転させたパターン。回転角は $180^\circ$ を50等分した角度を選んだ。



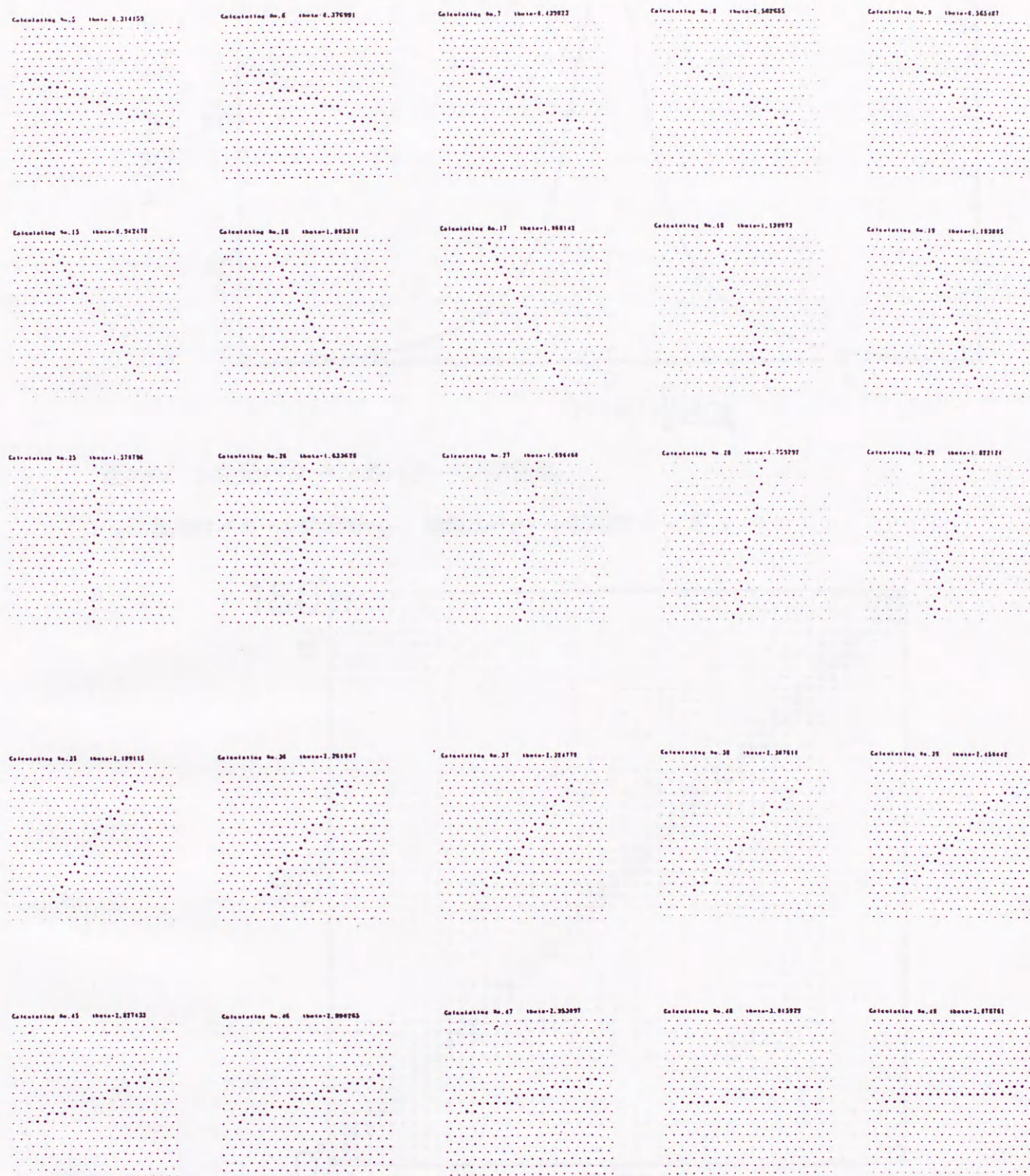


図3.3b 2次元入力層に入力された入力アンサンプル(その2)



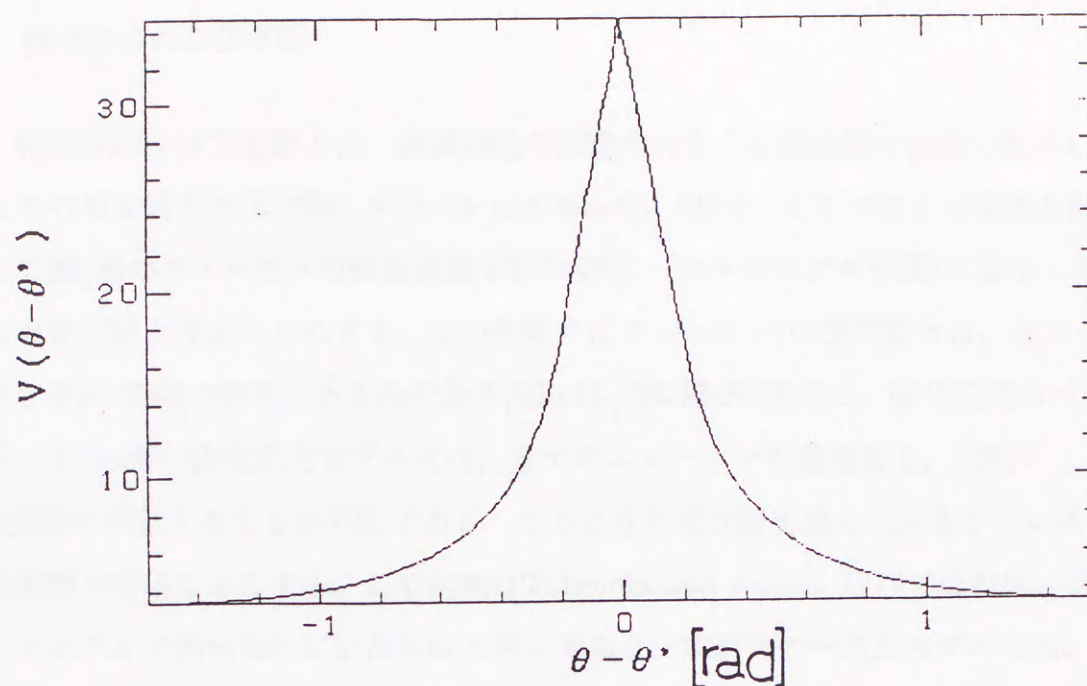


図3.4a 2次元パターンのパターン間相関

縦軸はパターン間相関 $v_{\theta\theta'}$ ，横軸はパターン間距離 $\theta - \theta'$ 。

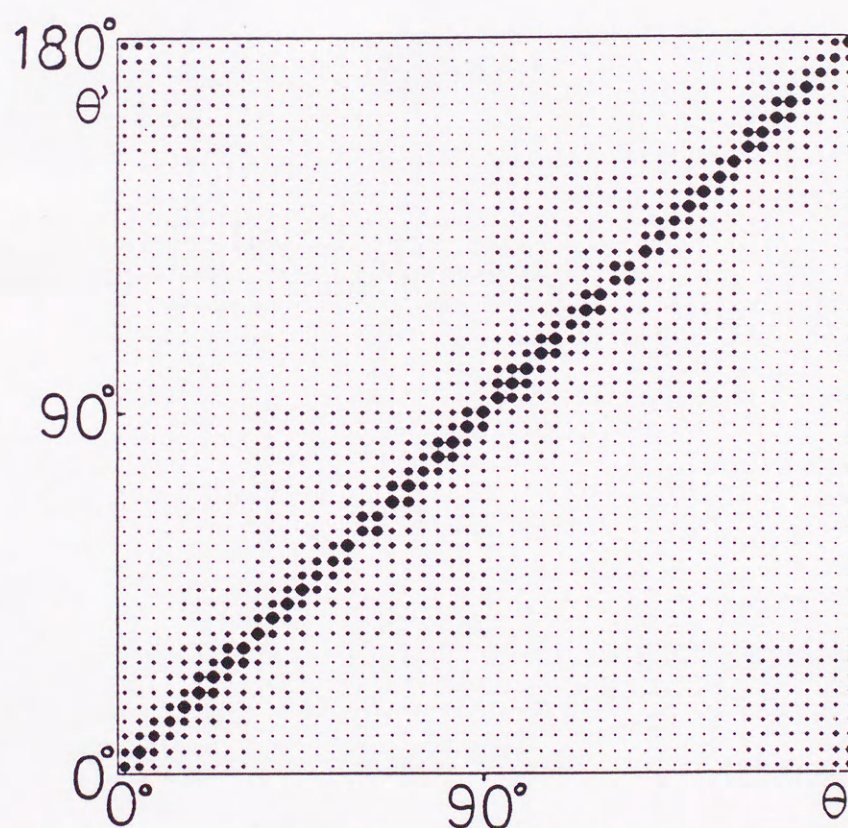


図3.4b 2次元パターンのパターン間相関

水平方向からの角度 $\theta$  ( $= 0^\circ \sim 180^\circ$ ) の棒パターンと $\theta'$  ( $= 0^\circ \sim 180^\circ$ ) の棒パターンの相関の大きさを黒丸の半径で表したもの。0～最大値23までの間を10段階で評価した。



### 3.2. 抽象化された受容野

生理学的には受容野とは、皮質細胞の活動の大きさを感覚器の空間で表示したものの事を言うが(Kuffler, Nicholls and Martin, 1984), ここではこの定義を拡張して第2層のニューロンの興奮状態を信号空間 (アンサンブル空間)で表示したものを受容野と呼ぶことにする. この定義ではニューロン $i$ の受容野とは,  $z_i^\mu$ の大きさを $\mu$ -空間で表示したものである(図3.5). 第2層が1次元で, 信号空間のパラメータ $\mu$ が一次元的なモデルでは, 全てのニューロンの受容野を, 同時に $i$ - $\mu$ 空間に表示することが可能である. このような受容野を表した図をこれ以降全受容野と呼ぶことにする. この定義はTakeuchi and Amari, 1979で連続体近似をしたモデルで用いられていたものと同じである. 本研究の一次元モデルでは, 受容野 $z_i^\mu$ そのものを $i$ - $\mu$ 空間に表示したものが全受容野になっている.



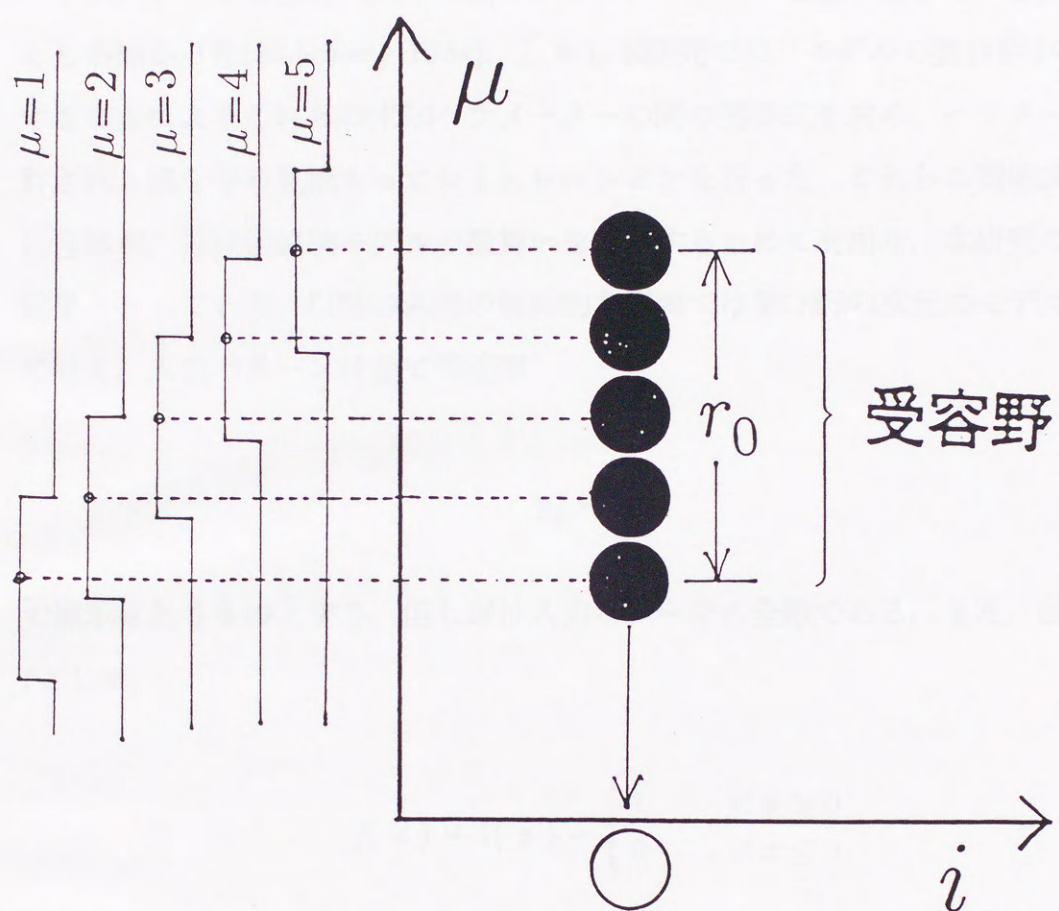


図3.5 受容野

第2層のニューロンを発火させることの出来る入力パターンの範囲を受容野と呼ぶ。上図では第2層ニューロンを発火させることのできるパターンは  $\mu = 1, 2, 3, 4, 5$  の5個で、 $1 \leq \mu \leq 5$  の範囲を受容野と呼びその幅  $r_0$  は5である。



### 3.3. 1次元ニューロン系に対する基本的条件

神経回路網モデルの大きな特徴として、一般に未知のパラメーターが非常に多いということが挙げられる。本研究の1次元ニューロン系のモデルでも、 $h$ ,  $c$ ,  $I$ ,  $E$ ,  $r_e$ ,  $r_i$ 等の未知パラメーターが存在する。多くの研究ではこれらのパラメーターを経験的に試行錯誤でシミュレーションを繰り返しながら決めてゆくしか無かった(Kohonen, 1984)。しかし本研究では、モデルの整合性から考察することによりこれらの未知パラメーターの関係式を求め、パラメーターに許される値を予め見積もってシミュレーションを行った。これらの関係式は、それ自体が、神経回路網モデルの振舞いを理解するために有用な、本研究の重要な結果となっている。以降の各節の解析的な議論では第1層が1次元のモデルについて考え、入力パターンは全て等確率

$$p_\mu = \frac{1}{M} \quad (3.3)$$

で提示されるものとする。但し $M$ は入力パターンの全数である。また、出力関数 $f$ として、

$$f(x) = 1(x) = \begin{cases} 1 & \text{if } x > 0 \\ 0 & \text{if } x \leq 0 \end{cases} \quad (3.4)$$

を用い、パルス頻度は1, 0の2値をとるものとする。

#### 3.3.1. 興奮クラスター存在の条件

入力があったときに、第2層に何も反応が生じないような解は、結合の切れた状態を表す。神経回路網として意味のある解が存在するために、入力が有ったときは必ず第2層に興奮クラスターが生じるという条件を課す。

まず興奮クラスターが安定に存在するには少なくともそのクラスターの端のニューロンの膜電位は閾値 $h$ よりも大きくなくてはならない。すなわち端のニュー



ーロンの膜電位を  $u_{edge}(b, r_0)$  と書くと,

$$u_{edge}(b, r_0) = F_{edge}(b) + A_{edge}(r_0) > h \quad (3.5)$$

でなくてはならない. ここで,  $F_{edge}(b)$ ,  $A_{edge}(r_0)$  はそれぞれ, 興奮クラスターの端のニューロンが受け取る第2層からの入力, 及び第1層からの入力の大きさで, ここで  $b$  は興奮クラスターの幅で,  $r_0$  は端のニューロンの受容野の幅である(図3.6a).

更に, 端のニューロンのすぐ外の, 興奮していないニューロンの膜電位は閾値より小さくなくてはならない. すなわち, そのニューロンの膜電位を  $u_{outside}(b, r_0)$  と書くと,

$$u_{outside}(b, r_0) = F_{outside}(b) + A_{outside}(r_0) \leq h \quad (3.6)$$

でなくてはならない. ここで,  $F_{outside}(b)$ ,  $A_{outside}(r_0)$  はそれぞれ, 興奮クラスターのすぐ外の興奮していないニューロンが受け取る第2層からの入力及び第1層からの入力の大きさである(図3.6b).

幅  $b$  の興奮クラスターが存在した場合, そのクラスターの端のニューロンへの第2層からの入力の大きさ  $F_{edge}(b)$  は

$$F_{edge}(b) = \begin{cases} r_e E - (r_i - r_e - 1) I & \text{if } (r_i < b) \\ r_e E - (b - r_e - 1) I & \text{if } (r_e < b \leq r_i) \\ (b - 1) E & \text{if } (b \leq r_e) \end{cases} \quad (3.7)$$

で, その端のニューロンへの第1層からの入力  $A_{edge}(r_0)$  は,

$$A_{edge}(r_0) = c B_{edge}(r_0) \quad (3.8)$$

$$B_{edge}(r_0) = \begin{cases} \frac{a(a+1)}{2M} & \text{if } r_0 \geq a \\ \frac{r_0(2a - r_0 + 1)}{2M} & \text{if } r_0 < a \end{cases} \quad (3.9)$$



で求めることができる。

同様にして、興奮クラスターのすぐ外に位置するニューロンについても、第2層からの入力と第1層からの入力を求める。このニューロンへの第2層からの入力の大きさ  $F_{outside}(b, r_0)$  は、興奮クラスターの端のニューロンからの入力も加わるので、

$$F_{outside}(b) = F_{edge}(b+1) \quad (3.10)$$

のように  $F_{edge}(b)$  を用いて求めることができる(図3.6b)。第1層からの入力の大きさ  $A_{outside}(r_0)$  は

$$A_{outside}(r_0) = c B_{outside}(r_0) \quad (3.11)$$

$$B_{outside}(r_0) = \begin{cases} \frac{a(a-1)}{2M} & \text{if } r_0 \geq a \\ \frac{r_0(2a-r_0-1)}{2M} & \text{if } r_0 < a \end{cases} \quad (3.12a)$$

$$= B_{edge}(r_0+1) - \frac{a}{M} \quad (3.12b)$$

で求めることができる。

(3.7)-(3.12b)式を(3.5)-(3.6)式に代入し、学習強度  $c$  について解くことによって、学習強度  $c$  に関する関係式

$$c_{lower} \leq c < c_{upper} \quad (3.13)$$

$$c_{lower} = \frac{h - F_{edge}(b)}{B_{edge}(r_0)} \quad (3.14)$$



$$c_{upper} = \frac{h - F_{outside}(b)}{B_{outside}(r_0)} \quad (3.15)$$

を求めることができる。

あとで述べるようにシミュレーションを行った結果、初期結合として緩い結合を仮定したときには常に $r_0 = b$ となる。そこでこれを仮定して、(3.13)-(3.15)式の条件を、縦軸に $r_0 (= b)$ ととり、横軸に学習強度 $c$ の値をとって、各受容野の幅のときに $c$ に許される範囲を図示する(図3.7)。黒丸はシミュレーションを行った結果である。これにより、求められた条件を満たすようなパラメーターではいつも安定な解が存在することがわかる。図中の点線については3.3.3節の結果なのでそこで述べる。





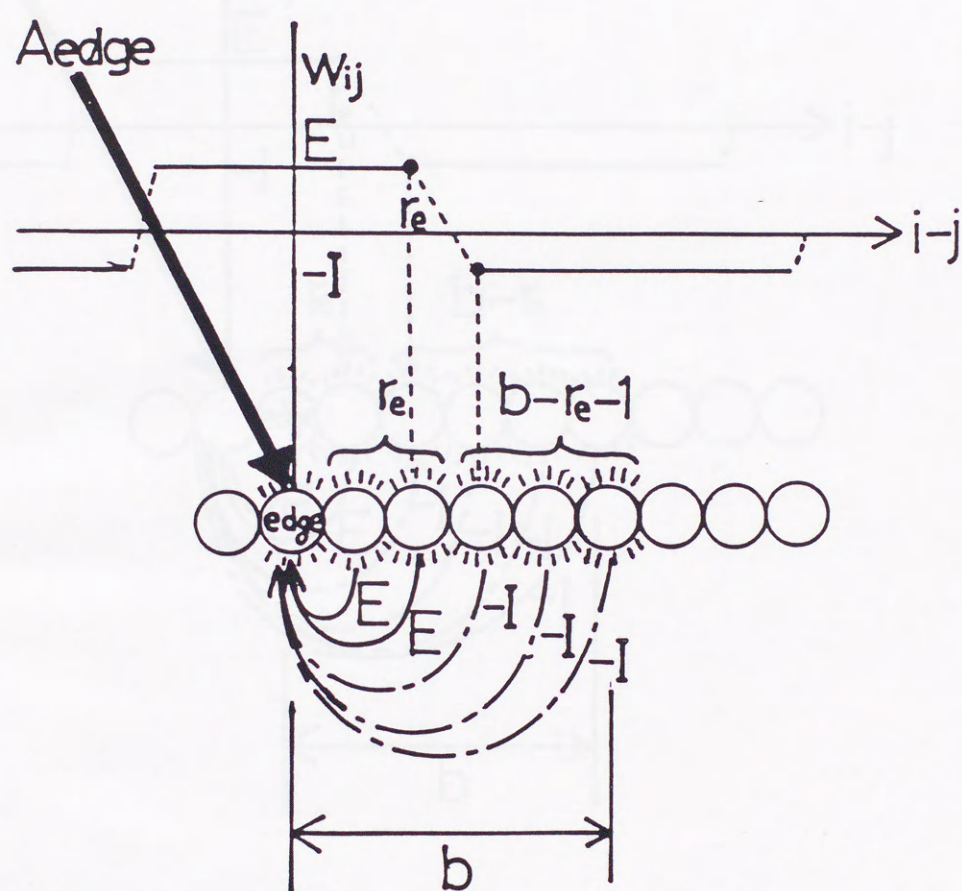


図3.6a 興奮クラスターの端(edge)のニューロン

第2層にある幅  $b$  (上図では  $b = 6$ ) の興奮クラスターの端(edge)のニューロンは、側抑制層内結合強度を介した入力として、 $r_e$  個の興奮性入力  $E$  と、 $b - r_e - 1$  個の抑制性入力  $-I$  を第2層自身から受け取っている。



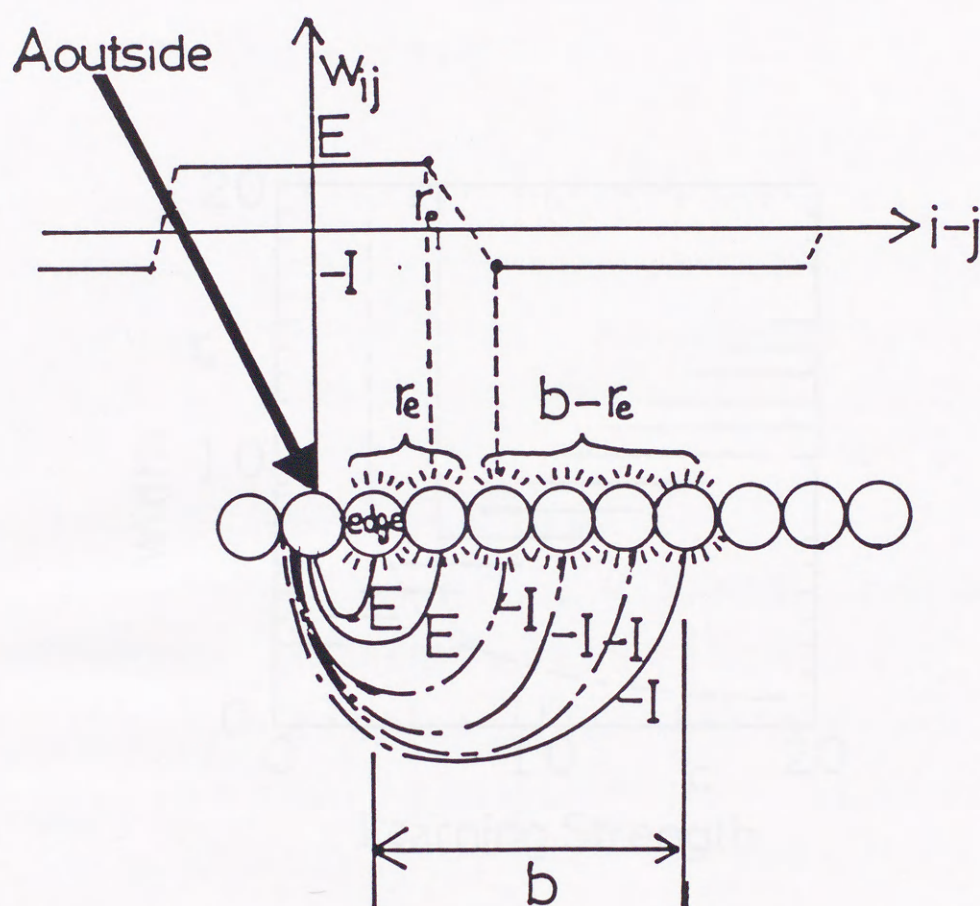


図3.6b 興奮クラスターのすぐ外(outside)のニューロン

第2層にある幅  $b$  (上図では  $b = 6$ ) の興奮クラスターのすぐ外(outside)にあるニューロンは、側抑制層内結合強度を介した入力として、 $r_e$  個の興奮性入力  $E$  と、 $b - r_e$  個の抑制性入力  $-I$  を第2層自身から受け取っている。



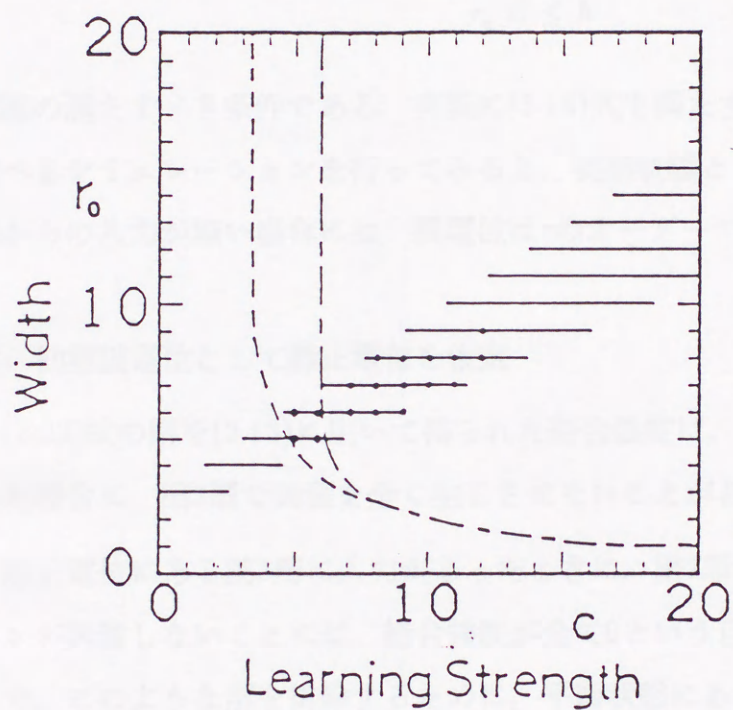


図3.7  $c-r_0$  diagram

各学習強度  $c$  に対して許される受容野の幅  $r_0$  . 水平な線は興奮クラスター存在の条件 (3.13)式を満たす  $r_0, c$  の組を表している. 破線と1点鎖線はそれぞれ連続解とブロック解の臨界条件(3.18)を表している. それぞれの線より上の領域の解が許される. 破線と1点鎖線の間の領域ではブロック解は許されないが, 連続解は存在する領域である. 黒丸はシミュレーションの結果を表す.



### 3.3.2. 無入力無興奮の条件

入力が無い ( $A_i^\mu = 0$ ) ときには, 通常膜電位は静止電位にあり, 従って大きな神経興奮は生じない. この条件から閾値  $h$  に許される条件を求める. 入力を無くしたときに興奮が存在してもすぐに減衰して消えてしまうためには, 第2層からの入力が最大となる幅  $b = r_e$  の興奮クラスターを持つときの膜電位が, 閾値  $h$  より小さければよい. すなわち,

$$r_e E \leq h \quad (3.16)$$

が閾値の満たすべき条件である. 実際に(3.16)式を満たす閾値を用いて, 後の章で述べるシミュレーションを行ってみると, 初期状態として興奮が存在しても, 外部からの入力が無い場合には, 膜電位は  $\tau$  のオーダーで静止電位に減衰した.

### 3.3.3. 初期膜電位として静止電位を仮定

(2.23)式の解を(2.13)に用いて得られた結合強度は, 初期膜電位を静止電位にとった場合に, 第2層で興奮を全く生じさせないことがある.

静止電位にある第2層に入力があつたときに, 第2層で少なくとも1つのニューロンが興奮しないことには, 結合強度が全て0という自明な解しか得られない. そこで, このような解を排除するために, 平衡状態にある結合強度に入力を与えたとき, 第2層で少なくとも1個のニューロンが興奮するための条件を求める. 1個のニューロンしか興奮していない状態では, 第2層からの入力は存在しない ( $F_i^\mu = 0$ ). このようなニューロンの膜電位に寄与するのは第1層からの入力 ( $A_i^\mu$ )のみである. 第2層の受ける入力のうちで最も大きな入力  $A_{\max}(r_0)$  に対して, そのニューロンが発火する条件は,

$$A_{\max}(r_0) > h \quad (3.17)$$

となる.  $A_{\max}(r_0)$  は, 学習強度  $c$  を  $A_{\max}(r_0) = c B_{\max}(r_0)$  の形で含むから, (3.17)式は学習強度の条件として



$$\frac{h}{B_{max}(r_0)} < c \quad (3.18)$$

とあらわされる.  $B_{max}(r_0)$  は解の形によって異なるが次の節で述べる2種類の解についてこれを求めてみると, 連続解の場合は

$$B_{max}(r_0) = \begin{cases} \left( -\frac{r_0^2}{4} + r_0 a \right) / M & \text{if even } r_0 \\ \left( -\frac{r_0^2 - 1}{4} + r_0 a \right) / M & \text{if odd } r_0 \end{cases} \quad (3.19)$$

であり, ブロック解の場合は(3.9)式を用いて

$$B_{max}(r_0) = B_{edge}(r_0) \quad (3.20)$$

である. これらを3.3.1節の(図3.7)に重ねて描いた. 点線は連続解の条件で, 一点鎖線はブロック解の条件である. これらの線より小さな学習強度  $c$  の下では, (2.23)の解としては自明でない解がいくつか存在するが, 学習方程式(2.13)で, この解を初期値としてシミュレーションを行ったところ, 時間発展の結果として, 自明でない解は全て不安定で, 結合強度が全て0の神経回路網としての意味の無い解しか持たないことが分かった.

連続体近似のモデル(Takeuchi and Amari, 1979)に, 本研究のモデルを形式的にあてはめると, 連続解が安定でない領域が,  $r_0 < a$  であるという結果が得られるが, 本節の条件はこの結果とも矛盾しない.



### 3.4. 第1層が1次元のときのシミュレーション

第1層のニューロンが一次元的に配置されていて、一次元パターンを入力した場合にシミュレーションを行った。平衡状態の解として、Takeuchi and Amari (1979) 以来、議論されてきた連続解とブロック解について、本研究のモデルの範囲での検証を試みる。また、高頻度入力パターンを最適パターンとするようなニューロンの割合が増加するという Blakemore and Cooper (1970) の実験の結果を考慮し、このモデルで高頻度入力を与えるとどうなるかを調べる。

#### 3.4.1. 連続解とブロック解

(2.23)式は、平衡状態の解全てを含む平衡状態の方程式なので、望ましくない初期結合から到達する解を含んでいる。初期状態として距離が遠くなるにつれて、少しずつ連続的に小さくなってゆく結合強度を持ち、入力アンサンブルとして、多くのパターンを含む入力を受けているような、望ましい条件での解を求める時は、元の学習方程式(2.13)に従ったシミュレーションを行う必要がある。

第2層のニューロンの位置が変わっていくにつれて、連続的に受容野の位置も変わってゆく全受容野の解を連続解と呼び、第2層ニューロンの位置が変わっていくにつれ、不連続に受容野の位置が変化し、全受容野がブロック状になっている解をブロック解と呼ぶ。連続体近似を用いた解析(Takeuchi and Amari, 1979)で連続解が不安定となるパラメーター領域で、前段に述べたような連続的な入力を与えた場合でも、ブロック解が存在し得るという示唆があった。彼らの解析では、過渡的なパターンとしてブロック状のパターンが現われることが示されている。

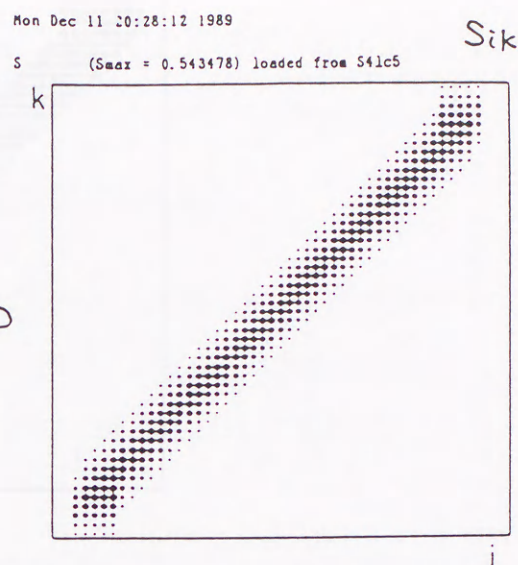
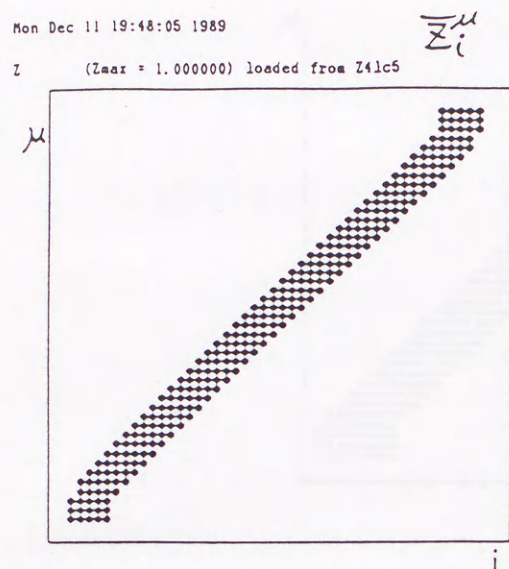
これを踏まえ連続体近似を用いない本研究のモデルで連続解やブロック解が存在するのか、そしてそれらの解は時間発展の結果の平衡状態の解として得られるものなのかを明らかにしておく必要がある。

#### (1) 連続解

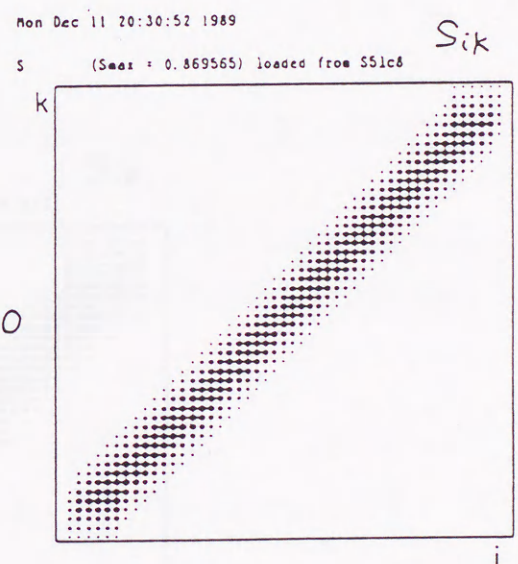
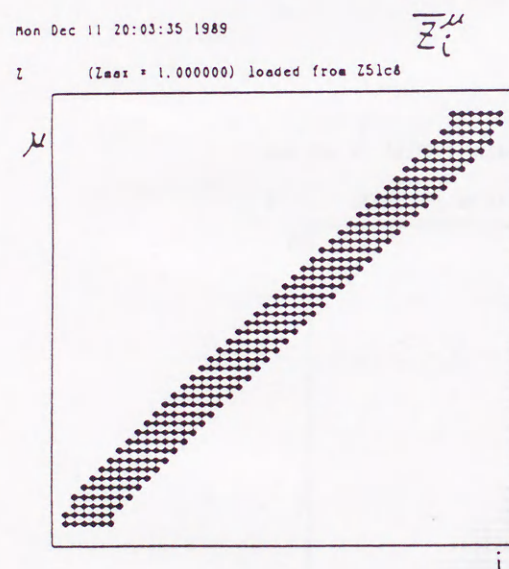


まず最初に，初期結合としてニューロン毎に一樣で緩やかな単峰の結合を与えて  $c = 0.1$  から  $c = 7.0$  まで変化させたシミュレーションを行った．結果は  $c$  の値を決めたときに(図3.7)で許される受容野の幅のうちで最大の受容野の幅が実現された．また点線より小さな  $c$  と  $r_0$  を持つ解は得られなかった．学習方程式(2.13)で，(2.23)式を解いて得られたいくつかの自明でない解を，初期値としてシミュレーションを行ったところ，これらの解は全て不安定で，結合強度が全て0の神経回路網として意味の無い解しか持たないことが分かった(図3.8a,b)．従って，連続解が不安定となる，少なくとも(図3.7)の点線以下のパラメーターでブロック解は得られない．





C=5.0



C=8.0

図3.8a 入力層が1次元のモデルの全受容野 $\bar{z}_i^\mu$ と相間結合強度 $s_{ik}$

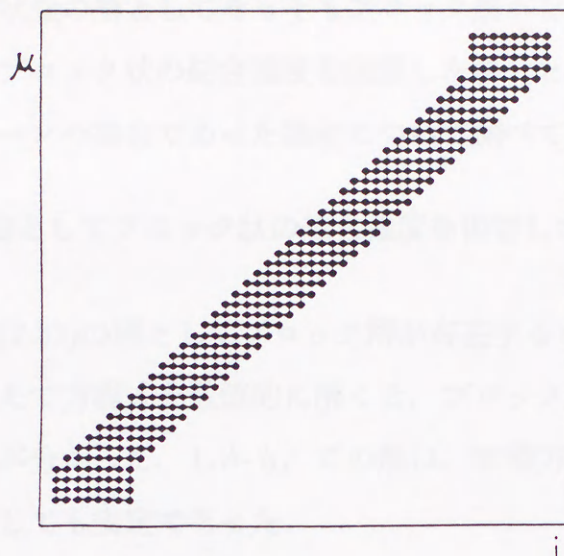
学習強度  $c = 5, 8$  の場合の全受容野(縦軸はパターン番号, 横軸は第2層の位置)と, 層間結合強度(縦軸は第1層の位置, 横軸は第2層の位置). どちらも, 閾値を  $h = 2.0$ , メキシカンハット関数のパラメーターを  $r_e = 1$ ,  $r_i = 26$ ,  $E = 1.0$ ,  $I = 0.5$ , 入力パターン数を  $M = 46$ , 入力パターンの幅を  $a = 5$  としてシミュレーションを行った.



Mon Dec 11 19:50:35 1989

 $\bar{z}_i^\mu$ 

Z (Zmax = 1.000000) loaded from Z4lc12



Mon Dec 11 20:27:31 1989

 $s_{ik}$ 

S (Smax = 1.304348) loaded from S4lc12

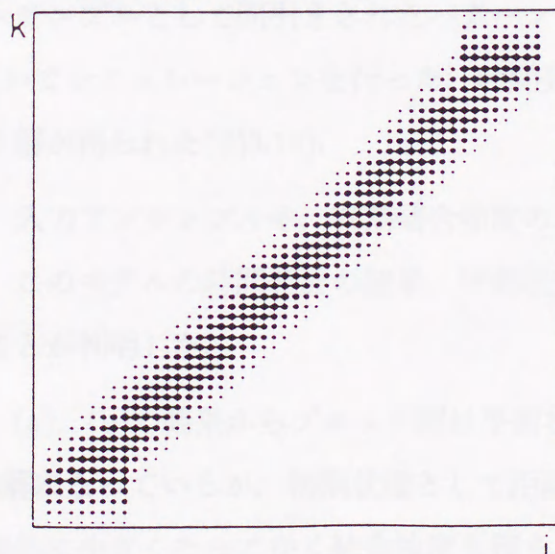


図3.8b 入力層が1次元のモデルの全受容野 $\bar{z}_i^\mu$ と相間結合強度 $s_{ik}$

学習強度  $c = 12$  の場合の全受容野(縦軸はパターン番号  $\mu$  , 横軸は第2層の位置  $i$  )と, 層間結合強度(縦軸は第1層の位置  $k$  , 横軸は第2層の位置  $i$  ). 他のパラメーターは(図3.8a)と同じ値を用いた.



## (2) ブロック解

次に、平衡状態の解としてそもそもブロック解が存在するかどうかを、初期結合強度としてブロック状の結合強度を仮定した場合と、入力アンサンブルが間引きされたパターンの集合であった場合について調べてみた。

### (a) 初期結合としてブロック状の結合強度を仮定した場合

方程式(2.23)の解としてブロック解が存在するか調べた。初期値をブロック状に与えて方程式を数値的に解くと、ブロック解が(2.23)式の解となっていることが分かった。しかも、この解は、学習方程式(2.13)式に従った時間発展に対しても安定であった。

更に初期結合としてブロック状の結合強度を仮定し、(2.13)式に基づいてシミュレーションを行った結果、時間発展の結果の平衡状態としてブロック解が得られた(図3.9)。

### (b) 入力アンサンブルとして間引きされたパターンの集合を選んだ場合

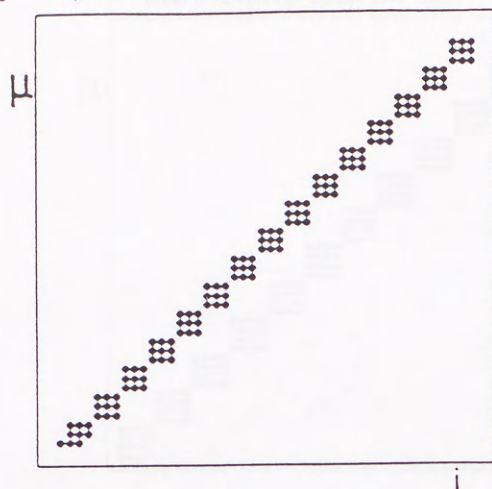
入力アンサンブルとして間引きされたパターンの集合を選んだ場合に、(2.13)式を用いてシミュレーションを行った。時間発展の結果、平衡状態としてブロック解が得られた(図3.10)。

従って、入力アンサンブルや、初期結合強度の状態として異常なものを選んだ場合、このモデルの時間発展の結果、平衡状態の解としてブロック解が得られることが判明した。

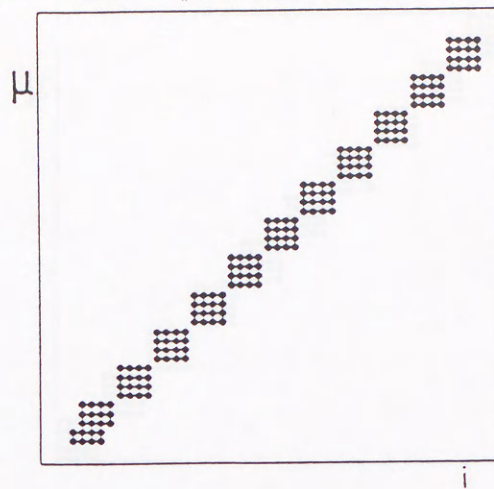
しかし、(a)、(b)の結果からブロック解は平衡状態の解が満たすべき方程式(2.23)の解になっているが、初期状態として距離が遠くなるにつれて、少しずつ連続的に小さくなってゆく結合強度を持ち、入力アンサンブルとして、多くのパターンを含む入力を受けているような条件で、時間発展の結果たどり着くような平衡状態の解ではないと考えられる(cf. 図3.11)。



Z (Zmax = 1.000000) loaded from Z3bc2

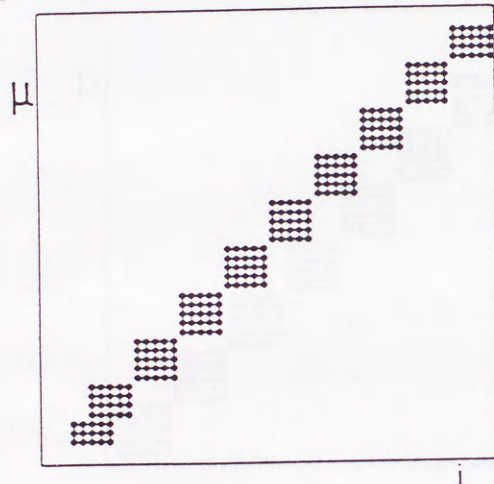


Z (Zmax = 1.000000) loaded from Z4bc4



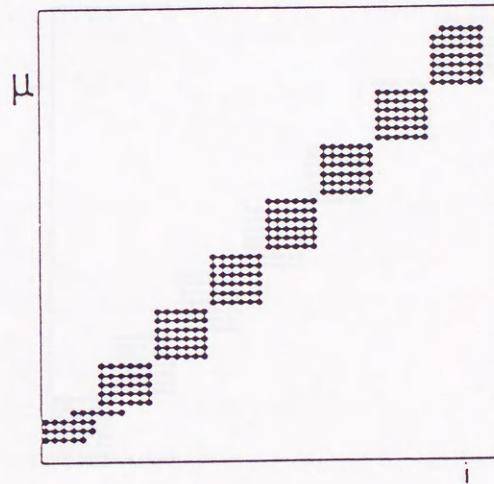
Mon Dec 18 11:15:45 1989

Z (Zmax = 1.000000) loaded from Z5bc5



Mon Dec 18 11:15:58 1989

Z (Zmax = 1.000000) loaded from Z6bc6



Mon Dec 18 11:16:11 1989

Z (Zmax = 1.000000) loaded from Z7bc11

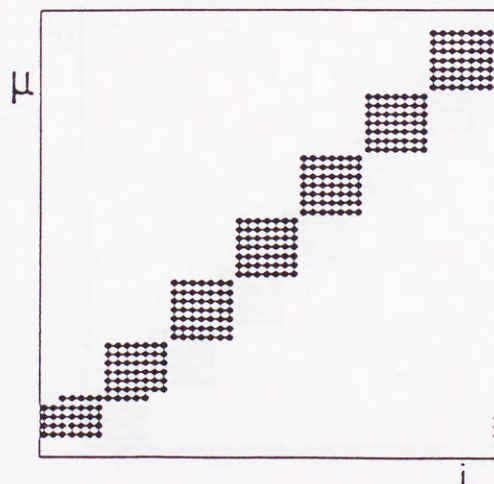
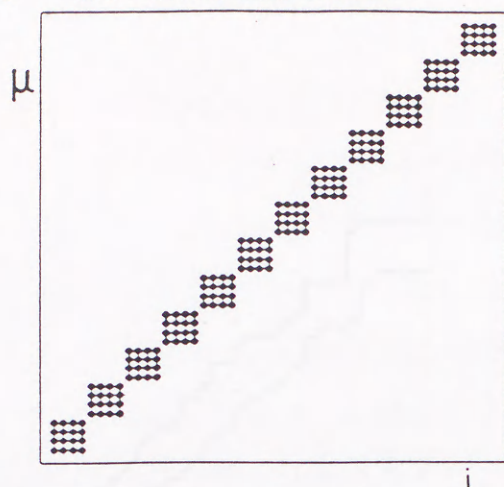


図3.9 初期結合がすでにブロック化していた場合の全受容野

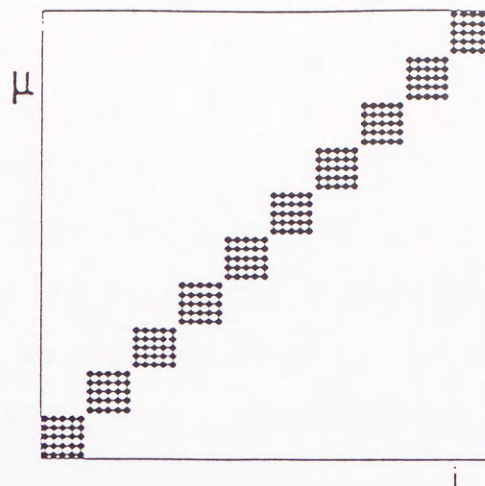
パラメーターは全て(図3.8a,b)と同じ値を用いた。



Z (Zmax = 1.000000) loaded from ZB4c5

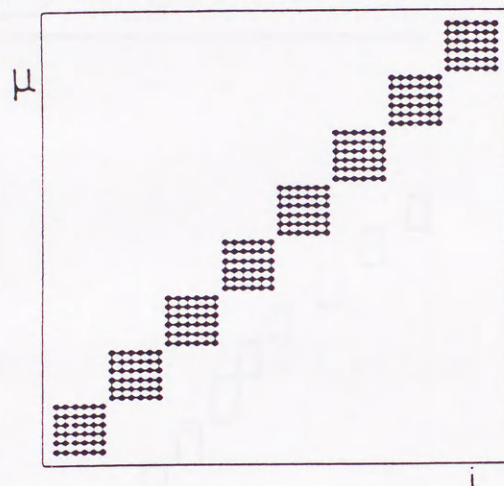


Z (Zmax = 1.000000) loaded from ZB5c5



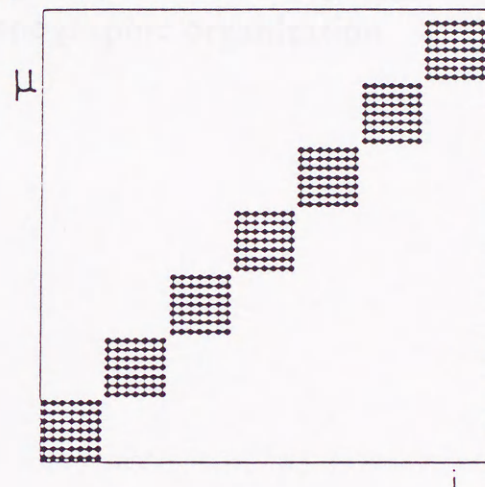
Mon Dec 18 12:10:16 1989

Z (Zmax = 1.000000) loaded from ZB6c5



Mon Dec 18 12:09:34 1989

Z (Zmax = 1.000000) loaded from ZB7c5



Mon Dec 18 12:15:21 1989

スカハターン  
同志の相関.

X (Xmax = 0.714286) loaded from calc

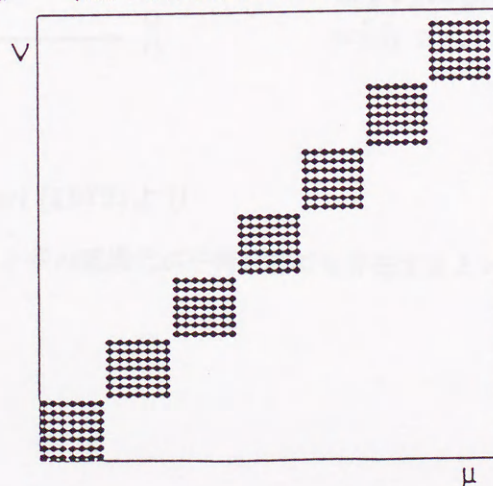


図3.10 間隔をおいてパターンを提示した場合の全受容野

パラメーターは全て(図3.8a,b)と同じ値を用いた. 一番下の図は入力パターン同士の相関である.



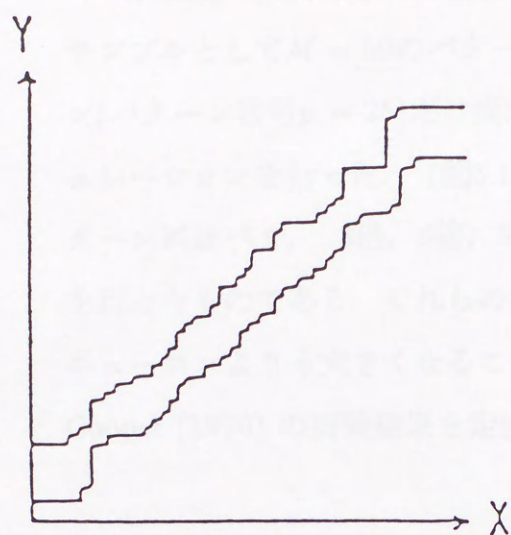


Fig. 7. Simulation of smooth topographic organization

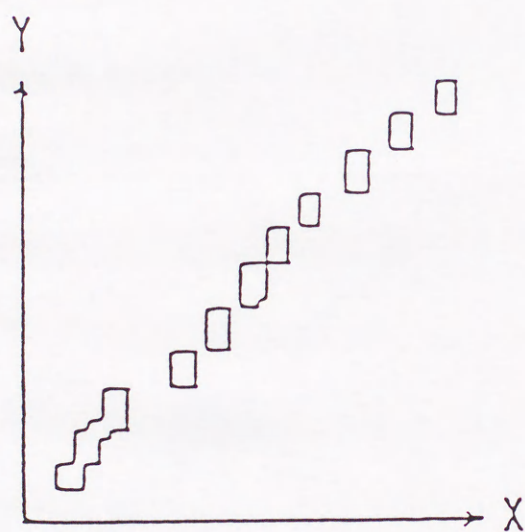


Fig. 8. Simulation of topographic organization with microstructures

図3.11 Takeuchi and Amari (1979)より

連続的な組織化と、ブロック状の組織化が平衡状態でも存在するという予想があった。



### 3.4.2. 高頻度入力に対する解

高頻度の入力を与えた場合に全受容野がどうなるかを調べた。入力アンサンブルとして  $M = 50$  のパターンを持つ(図3.1) ものを与え、中心のパターン(パターン番号  $\mu = 25$ )だけ提示確率を他のパターンよりも大きくしたシミュレーションを行った。(図3.12)は中心のパターンだけ、提示確率が他のパターンに比べて、3倍、6倍、9倍、24倍になるようにしてシミュレーションを行ったものである。これらの結果は中心付近のニューロンの受容野が他のニューロンよりも大きくなることを示している。これは、Blakemore and Cooper (1970) の実験結果を定性的に指示するものである。



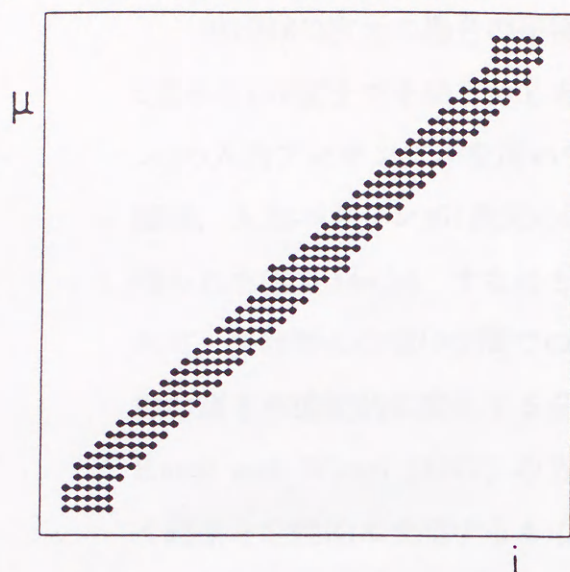
図3.12  $\mu = 25$  のパターンだけ他と異なす確率で提示された場合の受容野

シミュレーションは、入力アンサンブル(図3.1)と同じものを用いた。それぞれ  $\mu = 25$  のパターンを、他のパターンに対して、3倍、6倍、9倍、24倍の確率で提示した。この結果は、中心付近のニューロンの受容野が他のニューロンよりも大きくなることを示している。



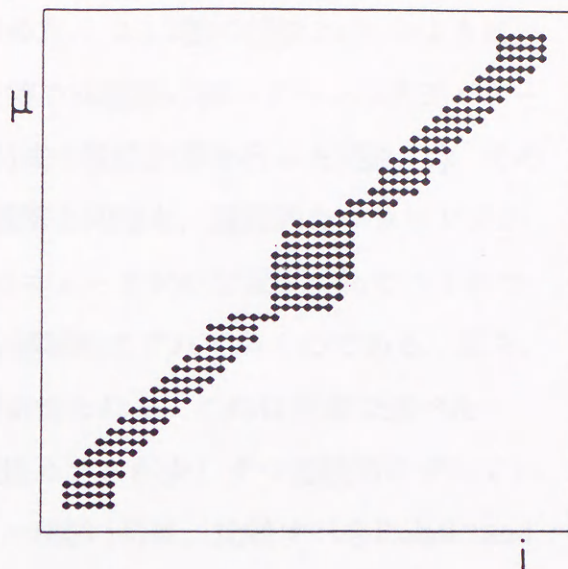
X3

Z (Zmax = 1.000000) loaded from Z51c5v3sv8



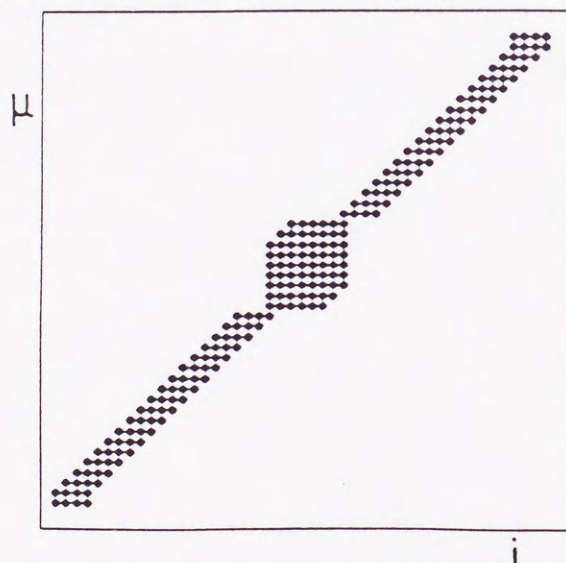
X6

Z (Zmax = 1.000000) loaded from Z51c5v6sv8



X9

Z (Zmax = 1.000000) loaded from Z51c5v9sv8



X24

Z (Zmax = 1.000000) loaded from Z51c5v24sv17

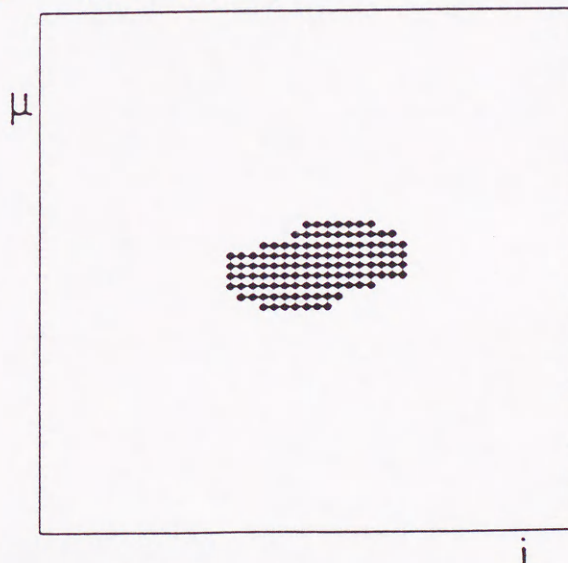


図3.12  $\mu = 24$  のパターンだけ他と異なる確率で提示された場合の受容野

パラメーターは  $c = 5$  以外は(図3.8a,b)と同じ値を用いた. それぞれ  $\mu = 24$  のパターンを, 他のパターンに比べて 3倍, 6倍, 9倍, 24倍の確率で提示したときの全受容野の組織化である. 24倍の確率で提示した場合は中心付近の番号のパターンに応答するニューロンがほとんどになっている.



### 3.5. 2次元パターンを入力したときの平衡解

第1層が2次元の場合の平衡解を求めた。3.1.2節の(図3.3a,b)のように、0度から180度までを50等分した傾きを持つ50種類の棒パターン(2次元パターン)の入力アンサンブルを用いて(2.23)式の数値計算を行った(図3.13)。その結果、入力パターンが1次元の時の連続解と同様な、連続的なマッピングが得られた(図3.14a,b)。すなわち第2層のニューロンの位置がずれていくにつれて、受容野の位置( $\theta$ 空間での位置)も連続的にずれていくのである。即ち、棒の傾きが連続的に変化する全受容野が得られた。これは序章で述べた Hubel and Wiesel (1977) の方向選択性カラムが少しずつ連続的にずれていく結果を定性的に支持するものである。(図3.15)に、比較すべき Hubel and Wiesel (1977)の図を掲げる。

この結果から(2.18)式を用いて結合強度を求め、アンサンブル近似された学習方程式(2.13)で、時間発展を調べ、安定であることを確かめた。

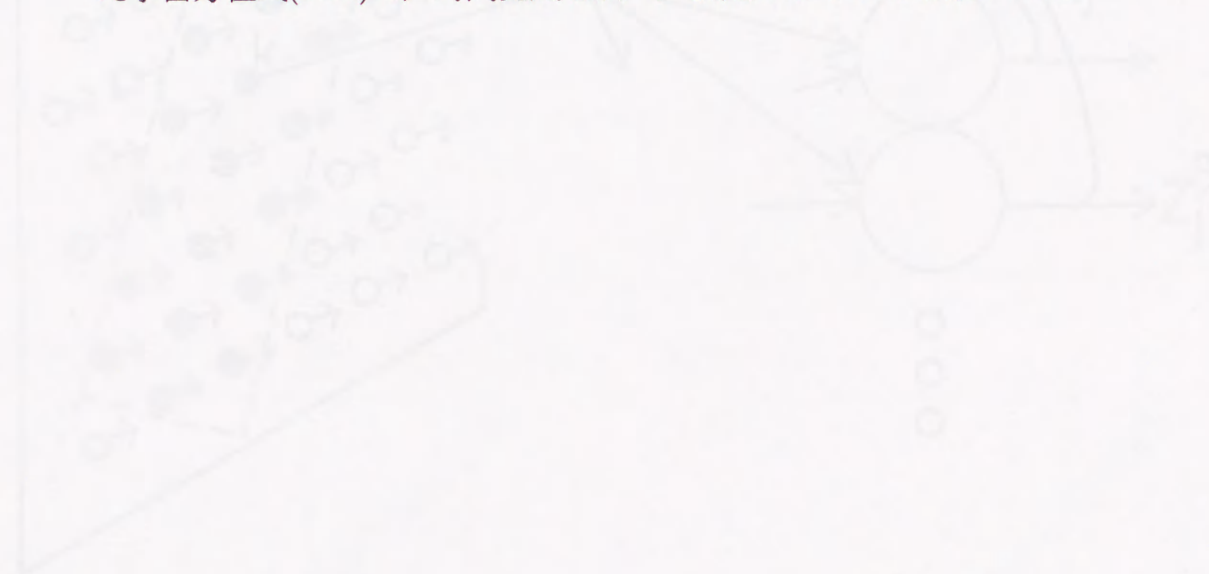


図3.13 第1層が2次元の場合の傾きを持つ50種類の棒パターンアンサンブル

図3.14a,bは、図3.13の入力アンサンブルを用いて(2.23)式の数値計算を行った結果、第2層のニューロンの位置がずれていくにつれて、受容野の位置( $\theta$ 空間での位置)も連続的にずれていくのである。即ち、棒の傾きが連続的に変化する全受容野が得られた。これは序章で述べた Hubel and Wiesel (1977) の方向選択性カラムが少しずつ連続的にずれていく結果を定性的に支持するものである。(図3.15)に、比較すべき Hubel and Wiesel (1977)の図を掲げる。



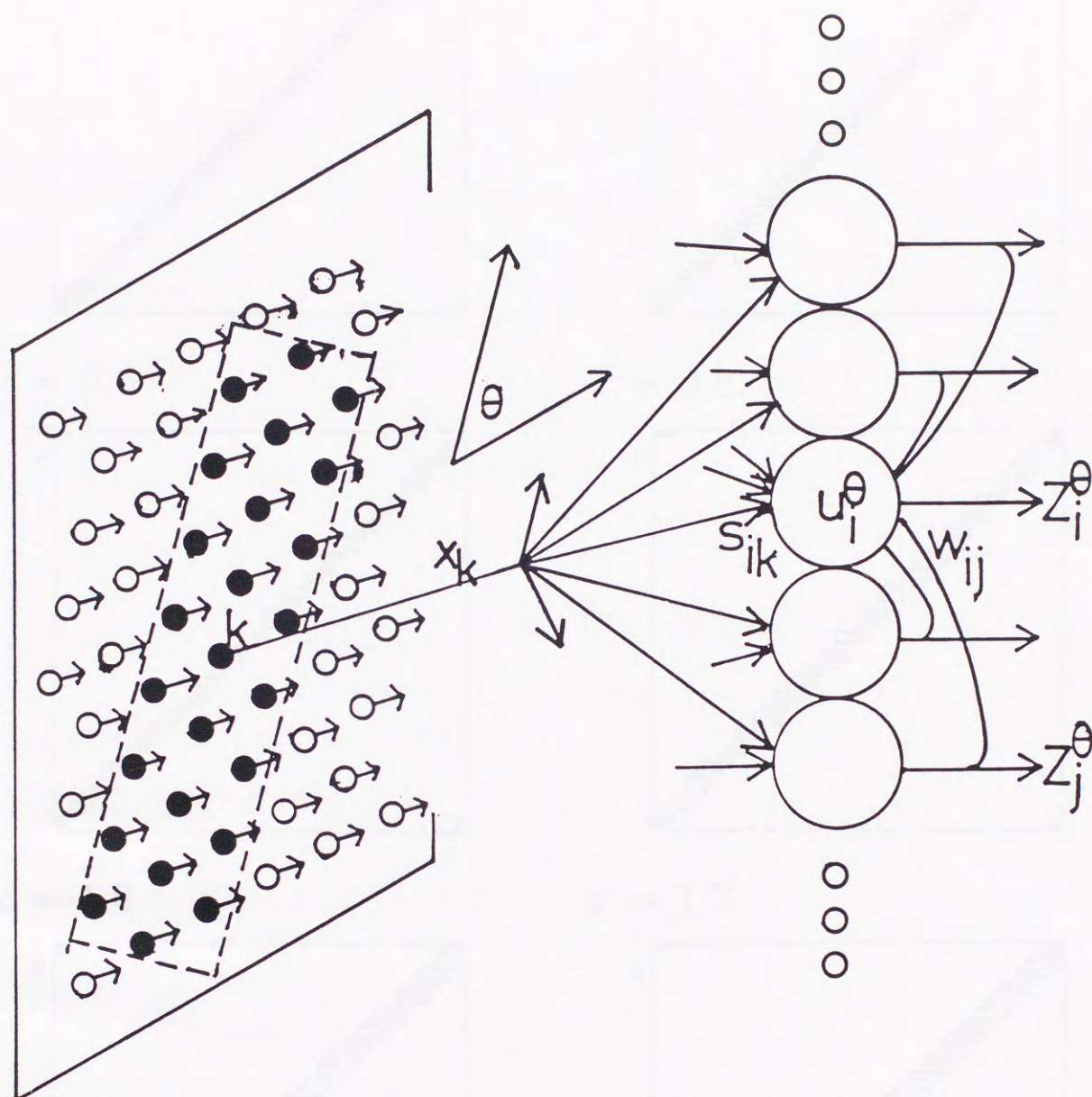
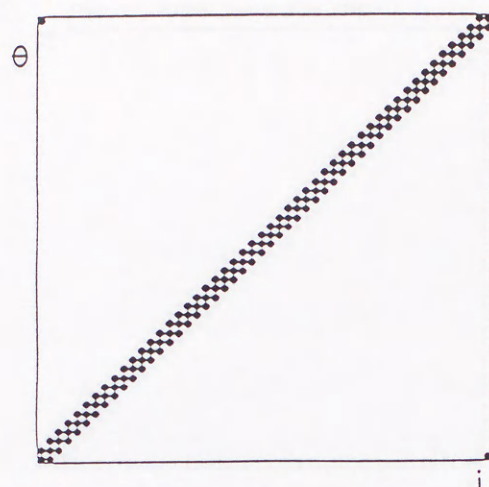


図3.13 第1層が2次元の場合の層抑制を持つ神経回路網2層モデル

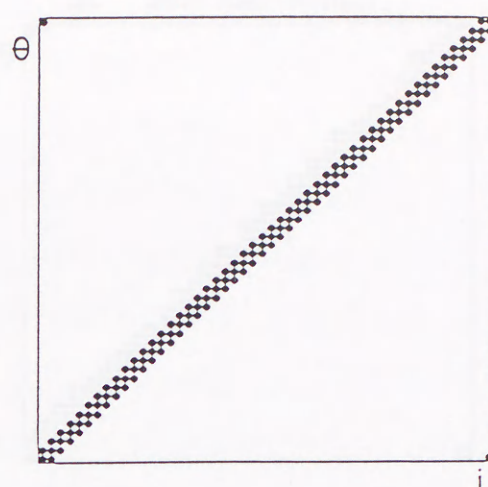
実際の計算は、第1層(入力層)が、 $20 \times 20$ の3角格子上にニューロンが置かれたニューロン層で、第2層は1次元的に50個のニューロンが配置されたニューロン層の2層モデルを用いて行った。入力パターンは層の中心を回転の中心として棒パターンを水平方向から  $\theta$  だけ回転させたものを提示する。パターンの番号として、この角度  $\theta$  を用いる。第2層ニューロンには連続的に番号  $k$  を付ける。出力層内には側抑制結合が働いている。



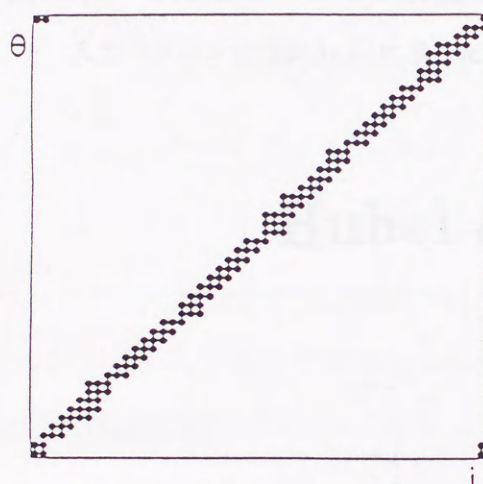
$$c = 0.2$$



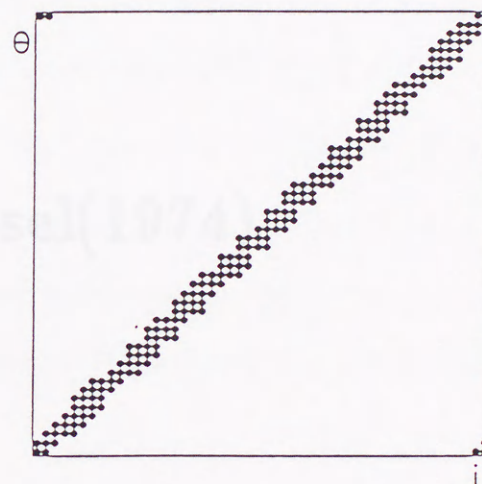
$$c = 0.4$$



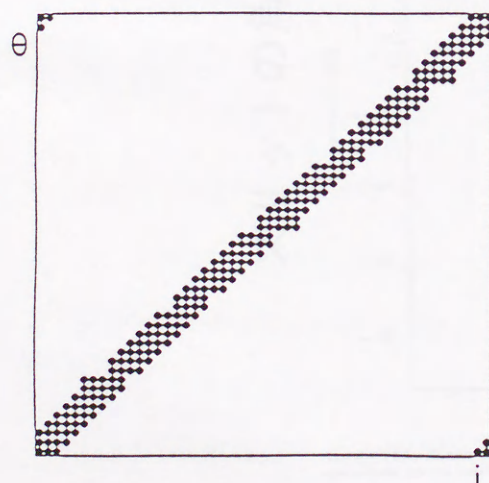
$$c = 0.6$$



$$c = 0.8$$



$$c = 1.0$$



$$c = 1.2$$

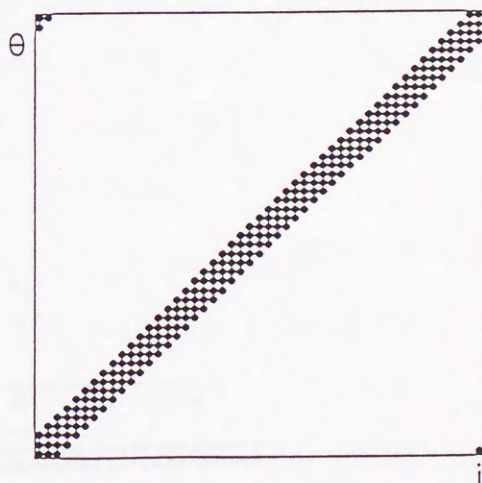


図3.14a シミュレーションの結果(その1)

入力パターンは(図3.3a,b)に示したものを用いた.



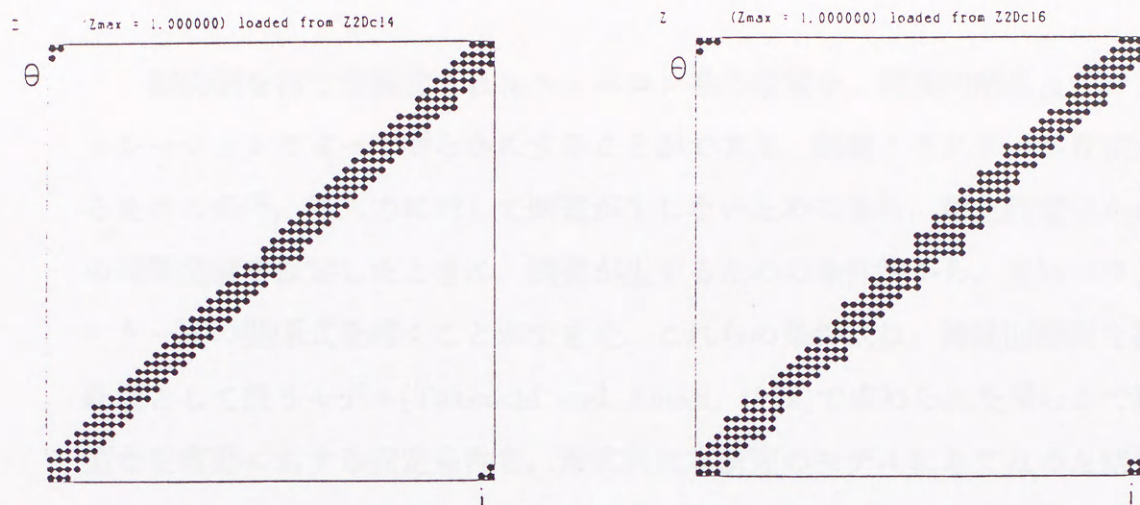


図3.14b シミュレーションの結果(その2)

入力パターンは(図3.3a,b)に示したものを用了。

## Hubel & Wiesel(1974)

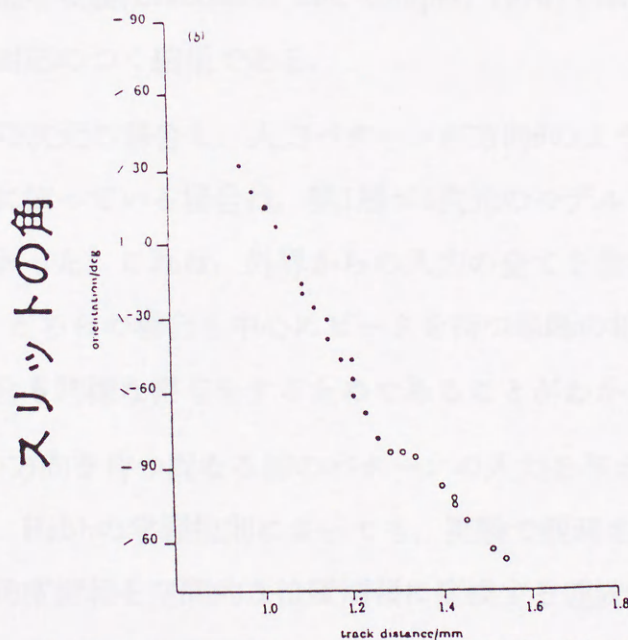


FIGURE 15(b). Graph of orientation in degrees plotted against electrode track distance in millimetres, for the sequence illustrated in 15a. ●, cells dominated by right eye; ○, left eye.

## 皮質上の位置

図3.15 (図3.14a,b)に対応する生理学実験(Hubel and Wiesel,1974)



### 3.6. まとめ

側抑制を持つ単純化されたニューロン系の性質を、理論的解析及びシミュレーションによって明らかにすることができた。興奮クラスターが存在するための条件、無入力に対して興奮が生じないための条件、静止膜電位からの時間発展を仮定したときに、興奮が生ずるための条件等から、未知パラメーター間の関係式を導くことができた。これらの条件式は、神経回路網を神経場として扱うモデル(Takeuchi and Amari, 1979)で求められた滑らかで線型な受容野に対する安定条件を、形式的に本研究のモデルにあてはめた結果とも矛盾しない。これらの条件を満たすようにパラメーターの値を設定することによって、シミュレーションを有効に行うことができた。

第1層が1次元のモデルでシミュレーションを行った結果をまとめると、

- (1) パターンを疎らに提示したときに受容野がブロック化した解が得られた。
- (2) ブロック状の初期結合を与えたときに、ブロック状の受容野が得られた。
- (3) 頻度の高い入力情報を好むニューロンが増加する現象が見られた。これは、生理学実験(Blakemore and Cooper, 1970)で示されている結果と定性的に対応のつく結果である。

第1層が2次元の場合も、入力パターンが方向 $\theta$ のような1次元的なパラメーターのみに依っている場合は、第1層が1次元のモデルと本質的に変わらないことがわかった。これは、外界からの入力の全てを含むパターン間の空間相関 $v_{\mu\nu}^{(i)}$ が、どちらの場合も中心にピークを持つ単峰の相関を持つために、どちらの場合も同様な寄与をするためであることがわかった。

2次元の方向を持つ異なる棒のパターンの入力を与えるシミュレーションにおいて、Hebbの学習規則によっても、実験で観測されているような、スリットの角度情報を空間的な位置情報に変換する連続的マッピングを示すことがわかった。この結果はHubel and Wiesel (1977)の結果と、定性的な比較が可能なものである。角度情報という抽象的な情報を、具体的なニューロンの位置に対応付けるという点で興味深い結果である。



#### 第4章 2次元2層モデル

前の章で角度情報の空間情報へのマッピングを見てきたが、これが入力パターンの位置を保存するレチノトピーの問題とどう関係しているかを見る。

本来神経系はニューロンが3次元的に配置されたものであるが、特に皮質の表面に垂直な方向には僅か2mmの厚さしかないことを考え、近似的にニューロンが2次元的に密に充填されたものとする。本研究の側抑制2層モデルをモデルの見通しの良さを失わないようになるべく現実の脳の状況に近いものとしてとらえなおすことにする。

また2次元モデルは、式の表現が複雑であるばかりでなく、数値計算にも、そのままの形では適さない。そこで、空間的位置を1次元化するために、位置ベクトルに番号づけを行なう。

各層のニューロンが2次元の2層モデルを考える(図4.1)。(図4.1)の各層は2次元3角格子上にニューロンの置かれたニューロン層とする。3角格子を選んだのは2次元における最密充填の規則格子だからである。第2層内の側抑制結合強度は層内のニューロン同士の空間距離の関数として

$$w_{ij} = \tilde{w}(|\mathbf{r}_i - \mathbf{r}_j|) \quad (4.1)$$

と書ける。ここで、 $\mathbf{r}_i, \mathbf{r}_j$ は第2層のニューロン $i, j$ の位置ベクトルである。 $\tilde{w}$ はメキシカンハット関数である。本研究では、1次元のときと同様に、このメキシカンハット関数に井戸型近似を施し、(2.11)式で定義されたものを用いて調べてゆく。格子形とメキシカンハット関数が決まれば、 $w_{ij}$ は $i, j$ だけの関数として表される。本章では $w_{ij}$ を予め(4.1)式によって求めておき、以下の理論的解析、及びシミュレーションに用いる表現も、混同のない場合はこの1次元化した指標を用いて説明の煩雑化を避ける。



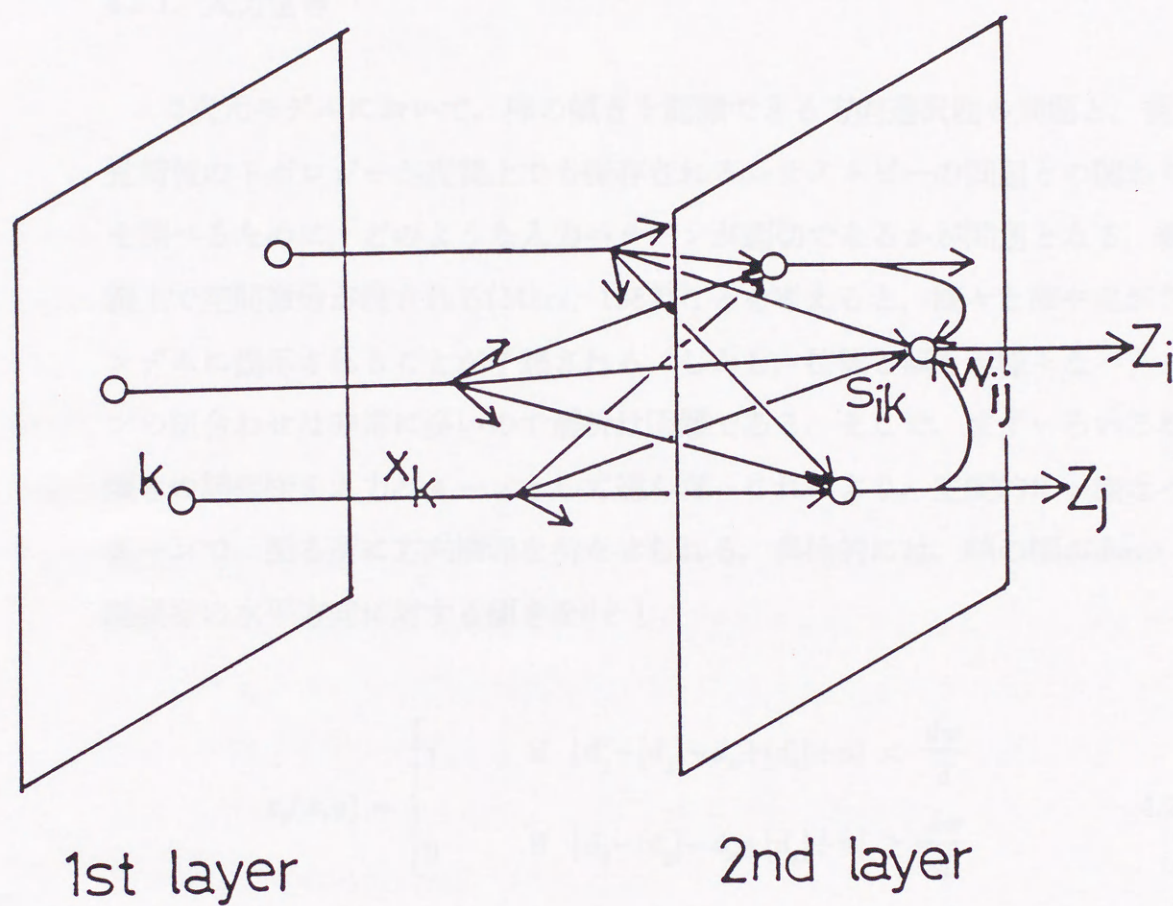


図4.1 2次元2層モデル

第1, 第2層とも2次元の側抑制のある神経回路網2層モデル. 実際の数値計算では, 第1, 第2層とも  $20 \times 20$  の3角格子上にニューロンが置かれたニューロン層の2層モデルを用いた.



#### 4.1. 2次元系の特徴

2次元モデルでは1次元モデルにはない困難が生じた。これらの困難を乗り越えるために、幾つかの仮定と、モデルに対する変更を加えねばならなかった。

##### 4.1.1. 入力信号

2次元モデルにおいて、棒の傾きを認識できる方向選択性の問題と、視覚情報のトポロジーが皮質上でも保存されるレチノトピーの問題との関わりを調べるために、どのような入力パターンが適切であるかが問題となる。網膜上で空間微分が施される(Marr, 1982)ことを考えると、様々な棒や点がランダムに提示されることが予想される。しかし、位置と傾きが様々なパターンの組合わせは非常に多いので解析は困難である。そこで、まずいろいろな傾きの縞模様を入力パターンとして選んだ。これにより、空間的に一様なパターンで、至る所に方向情報を持たせられる。具体的には、縞の幅が $dw$ の縞模様の水平方向に対する傾きを $\theta$ とし、

$$x_{\theta}(x,y) = \begin{cases} 1 & \text{if } |d_y - [d_y] - d_x + [d_x] + n| < \frac{dw}{d} \\ 0 & \text{if } |d_y - [d_y] - d_x + [d_x] + n| \geq \frac{dw}{d} \end{cases} \quad (4.2)$$

で求めた。但し、 $[ ]$ は、ガウスの整数化記号であり、

$$d_x = \frac{x \sin \theta}{d} \quad (4.3a)$$

$$d_y = \frac{y \cos \theta}{d} \quad (4.3b)$$

である。また $d$ は縞の周期で、 $(x,y)$ は第1層ニューロンの位置である。(4.2)式は、1又は0の値をとるので、第3章の第2層が1次元のモデルで使われた2値



の入力パターンに相当する縞模様となる。先ず、(4.2)式を用いて、全ての第1層ニューロンの出力を求め、これを入力信号として数値計算を行った。数値計算は、 $M = 6$ のアンサンブル(6種類の縞模様)で行ったが、(4.2)式で求められたパターンは、パターンの境界がステップ状に変化しているため、ニューロンの離散性のために、格子方向のパターンを好むニューロンが増えてしまい、(4.2)式で作ったパターンではうまくいかないことがわかった。

そこで、(4.2)式の代わりに、

$$x_{\theta}(x, y) = \Delta\left[\frac{1}{(1-\xi)}\left\{\sin\frac{2\pi}{d}(y\cos\theta - x\sin\theta + \frac{\theta d}{2\pi}) - \xi\right\}\right] \quad (4.4)$$

を用いることにした。但し、 $\Delta[x]$ は、(3.4)式で用いたステップ関数を用いて、

$$\Delta[x] = x \cdot 1[x] \quad (4.5)$$

と書き表されるRamp関数と呼ばれる、 $x > 0$ で線形な関数である。 $d$ は縞模様の周期で、横縞を原点の周りに $\theta$ だけ回転させたものである。そのままでは、全てのパターンが原点を共有して原点の入力強度が大きくなってしまうので、パターン毎に位相をずらしてある。 $\xi$ の値によって線の幅が決まる。例として(表4.1)に縞の周期を $d = 8$ としたときの、各 $\xi$ に対するパターンの幅を離散モデルの場合に換算した値を示す。

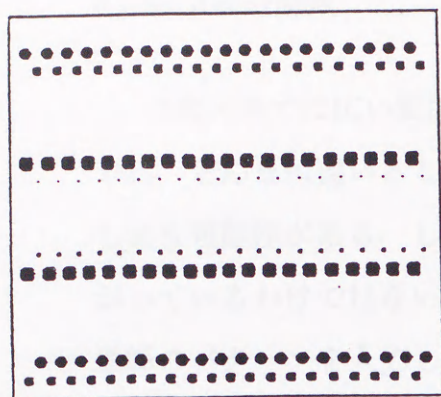


(表4.1)

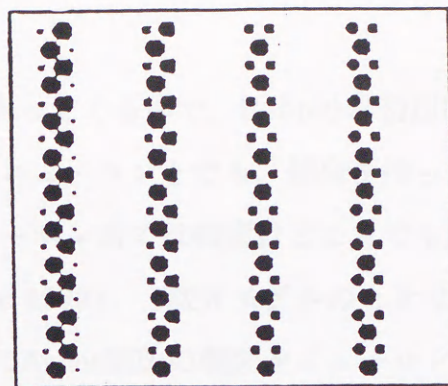
$\xi$	幅
0.00	2.546
0.10	2.399
0.20	2.246
0.30	2.088
0.40	1.921
0.50	1.743
0.60	1.550
0.70	1.335
0.80	1.084
0.90	0.763

$x^0$ はアナログ値を取るの、それぞれのパターンの平均活動度は等しくなる。このことにより、パターン数の少ないアンサンブルでも、ニューロンの離散性の影響を受けない数値計算が可能になった。(図4.2)に実際に用いた6つのパターンを含む入力アンサンブルを示す。図は0～1までの第1層ニューロンの興奮パルス頻度を10段階で表現し、その大きさを黒丸の半径の大きさで示したものである。

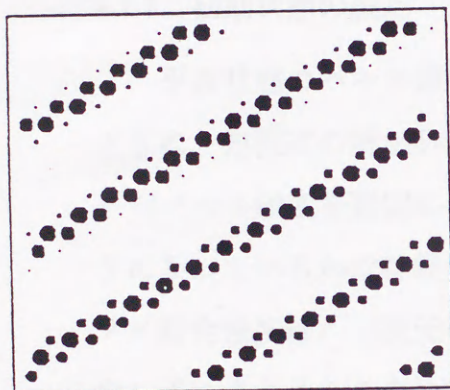




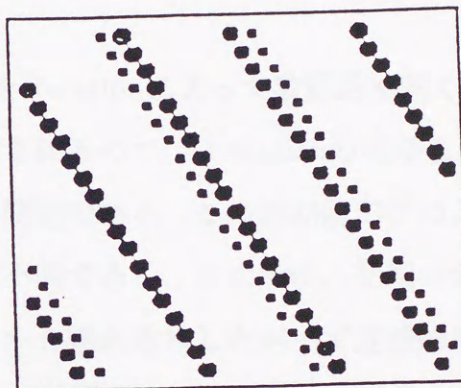
$$\mu=0$$



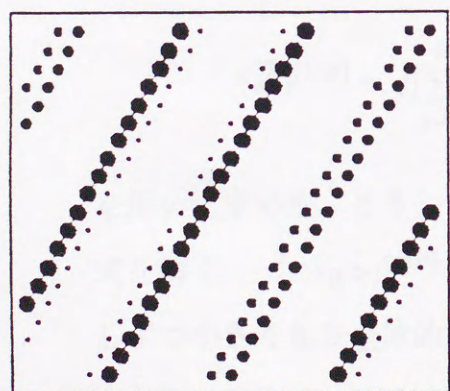
$$\mu=3$$



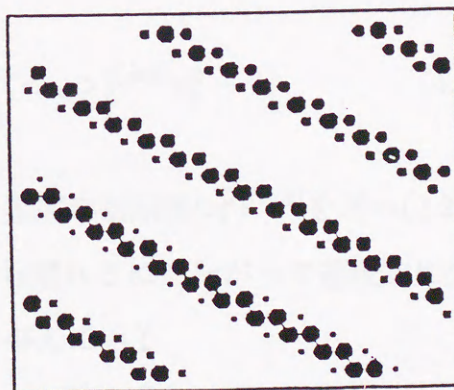
$$\mu=1$$



$$\mu=4$$



$$\mu=2$$



$$\mu=5$$

図4.2 縞模様の入力パターン

幅2の線が間隔4をおいて並んでいる6個の縞模様のパターンを入力した。図はその入力の大さを10段階の黒丸の半径で表したものである。最大値は1である。



#### 4.1.2. Arbor関数

2次元系では広い範囲に同時に入力が入ってくるので、Hebbの学習規則では、どんなに遠いところに置かれているニューロンとでも、結合を作ってしまう可能性がある。しかし、現実のニューロン系では軸索はどこまでも広がっているわけではない(Miller and Stryker, 1990)。1次元モデルのときは、単峰のパターンを入力したので、(2.1)式のArbor関数の範囲をニューロン系全体にとることができたが、2次元モデルではArbor関数でニューロンが結合を作る範囲を制限する。

#### 4.1.3. 初期状態の設定

平衡状態のパルス頻度の方程式(2.23)をIterationによって数值的に解くときに、方程式の解が非常に初期値に左右されるので、Iterationの初期値の平均パルス頻度を適切に与える事は重要な問題である。この初期値がどのようなになっているかは神経生理学的にはまだ不明である。ここでは、初期シナプス結合強度は、1次元の時と同様に中心から離れるにしたがって連続的に少しずつ小さくなり全体的に弱い結合( $\langle s_{ik} \rangle^{(init)}$ )を仮定することができる。そこで、初期シナプス結合強度のもとでニューロン系のパルス頻度がどうなっているかを、( $\langle s_{ik} \rangle^{(init)}$ )を固定した方程式、

$$(\overline{z_i^\mu})^{(init)} = f\left[\sum_{j=1}^N w_{ij}(\overline{z_j^\mu})^{(init)} + \sum_{k=1}^L (\langle s_{ik} \rangle)^{(init)} x_k^\mu - h\right] \quad (4.6)$$

を用いて求めた。こうして得られたパルス頻度の初期値( $\overline{z_i^\mu}^{(init)}$ )を用い(2.23)式を解く。 $(\langle s_{ik} \rangle)^{(init)}$ としては、中心から離れるにしたがって連続的に少しずつ小さくなり全体的に弱い結合強度を与えている。

#### 4.1.4. 出力関数の傾き

実際に数値計算を行なってみると2次元の場合は Iterationによって方程式(2.23)の解を求める時強い振動が起きて収束が悪くなるので、出力関数の



傾きを小さくして、収束をよくした。

具体的には、出力関数として通常使われるロジスティック関数（物理ではフェルミ関数として知られる）

$$f(x) = \frac{1}{1 + \exp\left(-\frac{2x}{T}\right)} \quad (4.7)$$

を用いた。この $x = 0$ における傾きを決めるパラメーター $T$ は、得られる平衡状態に決定的な影響を与えることがわかった。これについては後の節で述べる。

#### 4.1.5. 閾値制御

方程式(2.23)のIterationの計算で全体的興奮が一旦押えられてしまうと、どんどん結合強度が小さくなって消滅してしまう傾向がある。結合が消滅してしまうと復活してこない。それで閾値を全体的に強い入力が入って広い範囲が興奮している時には閾値が大きくなるように、そして全体的に入力が弱くて興奮している範囲が小さい時には閾値が小さくなるように、閾値をゆっくりと変化させる計算を行なった。平衡状態のパルス頻度の方程式は

$$\overline{z_i^\mu} = f[\overline{u_i^\mu} - h] \quad (4.8)$$

の形をしているので、これを1次近似して両辺の空間平均をとると、

$$\langle \overline{z_i^\mu} \rangle = \frac{1}{2T} (\langle \overline{u_i^\mu} \rangle - h) + \frac{1}{2} \quad (4.9)$$

これを、 $h$ について解くと、

$$h = \langle \overline{u_i^\mu} \rangle + T(1 - 2\langle \overline{z_i^\mu} \rangle) \quad (4.10)$$

となる、数値計算はこの式で与えられる閾値からあまりかけ離れた閾値で行



なわれないように、Iterationのステップに応じて

$$\tau' h = -h + \langle \overline{u_i^\mu} \rangle + T \left( 1 - \frac{2 N_c}{N} \right) \quad (4.11)$$

のように少しずつ変化させることにした。但し、 $N_c$ は興奮クラスターの中にあるニューロンの数である。しかし、 $h$ が小さくなってきた場合、入力がなくとも自発的に興奮が生じる場合があるので、これは問題である。但し、少なくとも初期状態が平衡状態の解に近いときは、閾値制御をする必要はなかった。

実際の神経系では、REM睡眠時に全体の活動レベルを、セロトニンニューロンが閾値を上げ下げすることによって、コントロールされていると言われる。実際に時間発展を追うときには、このような閾値制御が必要となってくる可能性も検討されねばならないであろう。



#### 4.2. 2次元ニューロン系に対する基本的条件

1次元モデルの場合と同様な考え方に基づいて、2次元モデルのパラメーター間の条件を求める。条件式は、形式的に1次元モデルと同じ方法で求める事が出来るが、2次元モデルにおいては、第2層の一つのニューロンが第一層から受け取る全入力の大さを、求めることができない。このため、この量については計算をしながら見積もってゆく。

##### 4.2.1. 興奮クラスター存在の条件

入力があったときに第2層に何も反応が生じないような結合の切れた状態を表す零結合の解を排除するために、入力が有ったときは必ず第2層に興奮クラスターが生じると仮定して、興奮クラスター存在の必要条件を求める。

一次元モデルの時に興奮クラスターが存在するための条件として、そのクラスターの端のニューロンの膜電位に注目したが、2次元ではクラスターが2次元的に広がっているので、クラスターの周上にあるニューロンの膜電位に注目する(図4.3)。すなわち、クラスターが存在するためには、一番小さな入力を受けている周上のニューロンの膜電位は閾値 $h$ よりも大きくなくてはならない。すなわち周上のニューロンの膜電位を $u_{edge}$ と書くと、

$$u_{edge} = F_{edge} + A_{edge} > h \quad (4.12)$$

でなくてはならない。ここで、 $F_{edge}$ ,  $A_{edge}$ はそれぞれ、興奮クラスターの周上のニューロンが受け取る第2層からの入力及び第1層からの入力の大さきである。更に周上のニューロンのすぐ外のニューロンは、興奮していないニューロンのうちで最も大きい入力を受けていると考えられるが、興奮クラスターが存在するためには、その膜電位は閾値より小さくなくてはならない。すなわちそのニューロンの膜電位を $u_{outside}$ と書くと、

$$u_{outside} = F_{outside} + A_{outside} \leq h \quad (4.13)$$



でなくてはならない。ここで、 $F_{outside}$ ,  $A_{outside}$ はそれぞれ、興奮クラスターの周上のニューロンのすぐ外のニューロンが受け取る第2層からの入力及びそのニューロンへの第1層からの入力の大きさである。

注目している第2層の興奮クラスターの周上のニューロンへのその興奮クラスターからの入力は、メキシカンハット関数の興奮性領域にあるニューロンからの寄与と、抑制性領域にあるニューロンからの寄与から成る(図4.3)。アナログニューロンの場合、興奮クラスターの境界をどうとるかが問題となるが、トータルの第2層からの入力を解析的に求めるときには、興奮クラスター内のニューロンは全て1の興奮を持つとし、その他のニューロンは全て無興奮であると近似する。中間の興奮を持つニューロンはクラスターの周上に存在するが、このようなニューロンは比較的少なく、また興奮性領域と抑制性領域に同じ程度対称的に存在するので、全ニューロンからの入力を考えたときは互いに相殺しあうため、上記の近似は大体よいと考えられる。

学習強度 $c$ を分離した形で書くと、 $A_{edge}$ ,  $A_{outside}$ は $B_{edge}$ ,  $B_{outside}$ を単位学習強度あたりの入力の大きさとして、

$$A_{edge} = c B_{edge} \quad (4.14)$$

$$A_{outside} = c B_{outside} \quad (4.15)$$

と書ける。(4.14)-(4.15)式を(4.12)-(4.13)式に代入し、学習強度 $c$ について解くことによって、学習強度 $c$ に関する関係式

$$c_{lower} \leq c < c_{upper} \quad (4.16)$$

$$c_{lower} = \frac{h - F_{edge}}{B_{edge}} \quad (4.17a)$$

$$c_{upper} = \frac{h - F_{outside}}{B_{outside}} \quad (4.17b)$$



を求めることができる。

しかし、これらの入力大きさは、興奮クラスターの形状と大きさ、及び結合強度の分布を決定しない限り求めることはできない。そこで、 $F_{edge}$ 、 $F_{outside}$ に関しては、興奮クラスターを半径 $b$ の円形であると仮定して計算した。半径 $b$ の円形の興奮クラスターが存在した場合、クラスター内のニューロンの全数 $N_c$ は近似的に求められ、

$$N_c = \frac{\pi b^2}{u_0} \quad (4.18)$$

と書ける。但し、 $u_0$ はニューロンの置かれている3角格子の単位胞の面積である。 $B_{edge}$ 、 $B_{outside}$ に関しては、実際にIterationを行い、実際に興奮クラスターの大きさが仮定した円形クラスターの大きさ $N_c$ 程度であるときの、入力大きさを用いることにする。興奮性領域にあるニューロン数を $N_e$ 、抑制性領域にあるニューロン数を $N_i$ とすると、周上のニューロンへの第2層からの寄与 $F_{edge}$ は

$$F_{edge}(b) = \begin{cases} N_e E - (N_i - N_e - 1)I & \text{if } (r_i < 2b) \\ N_e E - (N_c - N_e - 1)I & \text{if } (r_e < 2b \leq r_i) \\ (N_c - 1)E & \text{if } (2b \leq r_e) \end{cases} \quad (4.19)$$

と書ける。

同様にして、興奮クラスターの周上のニューロンのすぐ外に位置するニューロンが受けとる第2層からの入力

$$F_{outside}(b) = \begin{cases} N_e' E - (N_i' - N_e' - 1)I & \text{if } (r_i < 2b) \\ N_e' E - (N_c - N_e' - 1)I & \text{if } (r_e < 2b \leq r_i) \\ (N_c - 1)E & \text{if } (2b \leq r_e) \end{cases} \quad (4.20)$$

で求めることができる。



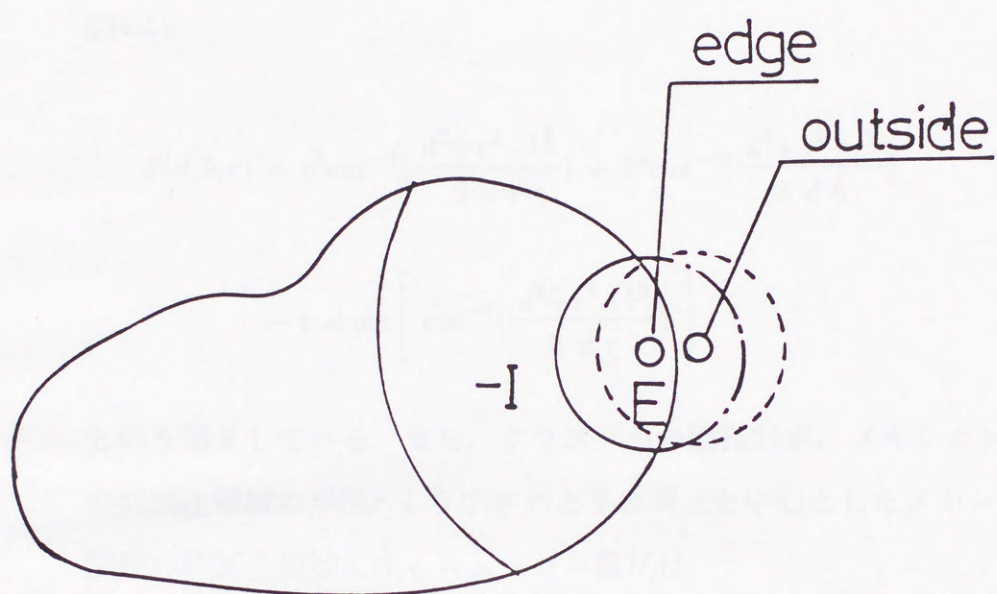


図4.3 興奮クラスターの端の周上のニューロン(edge)と，すぐ外(outside)のニューロン

それぞれのニューロンは興奮クラスターとメキシカンハット関数が値を持つ領域とが重なった部分からの入力を層内から受け取る。



ここで、周上に在るニューロンを中心としたメキシカンハット関数の興奮性領域にある、クラスター内のニューロン数 $N_e$ は、

$$N_e = \frac{S(b, b, r_e)}{u_0} \quad (4.21)$$

である。ここで出てきた関数 $S(d, b, r)$ は、中心間の距離が $d$ で半径 $b$ 、半径 $r$ の2つの円が交わっているときの、その交わり部分の面積を表す関数で(図4.4),

$$S(d, b, r) = r^2 \cos^{-1} \left( \frac{d^2 + r^2 - b^2}{2 d r} \right) + b^2 \cos^{-1} \left( \frac{d^2 + b^2 - r^2}{2 d b} \right) - r d \sin \left\{ \cos^{-1} \left( \frac{d^2 + r^2 - b^2}{2 d r} \right) \right\} \quad (4.22)$$

という形をしている。また、クラスターの直径 $2b$ が、メキシカンハット関数の抑制性領域の半径 $r_i$ より小さいときの周上を中心としたメキシカンハット関数の抑制性領域に在るニューロン数 $N_i$ は、

$$N_i = \frac{S(b, b, r_i)}{u_0} - N_e \quad (4.23)$$

となる。

周上のすぐ外にあるニューロンを中心とした場合、そのニューロンを中心としたメキシカンハット関数の興奮性領域は周上のニューロンの場合と比べて小さくなる。周上にのすぐ外に在るニューロンを中心としたメキシカンハット関数の興奮性領域にある、クラスター内のニューロン数 $N_e'$ は、

$$N_e' = \frac{S(b+1, b, r_e)}{u_0} \quad (4.24)$$

である。クラスターの直径 $2b$ が、メキシカンハット関数の抑制性領域の半径



$r_i$ より小さいときの、周上の外のニューロンを中心としたメキシカンハット関数の抑制性領域に在るニューロン数 $N_i'$ は、

$$N_i' = \frac{S(b+1, b, r_i)}{u_0} - N_e' \quad (4.25)$$

となる。

$B_{edge}$ ,  $B_{outside}$ に関しては、2つの方法を用いて値を決めた。

第1の方法は、解析的な方法である。ニューロン $i$ への全入力大きさを求める(2.20b)式より、周上のニューロンへの単位学習強度あたりの入力 $i$ の値として"edge"を用いる表現をすると、

$$B_{edge} = \sum_{\theta'} p_{\theta'} v_{\theta\theta'}^{(edge)} z_{edge}^{\theta'} \quad (4.26)$$

と書けるので、この節の始めに述べたように、興奮クラスターの周上のニューロンも1の大きさで興奮していると仮定し、 $z_{edge}^{\theta'} = 1$ とおいて求める方法である。このようにおくと、

$$B_{edge} = \sum_{\theta'} p_{\theta'} \sum_{k=1}^L x_k^{\theta} x_k^{\theta'} \text{Arbor}(edge, k) z_{edge}^{\theta'} \quad (4.27)$$

となる。第2層への入力は、Arbor関数によって制限されているから、パターン $\mathbf{x}^{\theta}$ とパターン $\mathbf{x}^{\theta'}$ のオーバーラップ部分が、Arbor関数からはみ出す場合の項と、はみ出さない場合の項とに分ける必要がある。ここで、異なるパターン同士のオーバーラップはArborからはみ出さないと仮定する。はみ出す場合の項、すなわち同じパターン同士( $\theta = \theta'$ )のオーバーラップを含む項は近似的に、

$$B_{auto} = p_{\theta} \frac{2 R_a d}{u_0} \quad (4.28)$$



と書ける(図4.5). 興奮クラスターのすぐ外のニューロンは, 少なくとも今注目しているパターン $\mathbf{x}^\theta$ を提示した場合に興奮しないから,  $B_{auto}$ を含んではない. さらに入力パターン $\mathbf{x}^\theta$ に対して興奮しないニューロンのうちで, 最も大きな入力を受けていると考えられるから,  $\mathbf{x}^\theta$ 以外の他の全てのパターンの入力によって興奮すると仮定すると,

$$B_{outside} = \sum_{\substack{\theta' \\ \theta' \neq \theta}} p_{\theta'} \sum_{k=1}^L x_k^\theta x_k^{\theta'} Arbor(outside, k) \quad (4.29)$$

$$= \sum_{\substack{\theta' \\ \theta' \neq \theta}} p_{\theta'} \frac{d^2}{u_0 \sin(|\theta - \theta'|)} \quad (4.30)$$

とできる(図4.6). ここでも, 興奮クラスターのすぐ外のニューロンの位置 $i$ の値を, *outside*と書く表記を用いた. (4.28)式及び(4.30)式を用いると(4.18)式は,

$$B_{edge} = B_{auto} + B_{outside} \quad (4.31)$$

と書くことができる.

第2の方法は, 仮の学習強度 $c$ を仮定して実際に(2.23)式に従ってIterationを行い, 全てのニューロンに対する入力をダンプして, その中で最大の入力を受けるニューロンの入力の大きさと, 最少の入力を受けるニューロンの入力の大きさを調べて2つの入力の平均をとって $B_{outside}$ と $B_{edge}$ の値として採用し, 条件(4.16)-(4.17b)を満たすような学習強度 $c$ を新たに仮定してIterationを行い, 結果的に仮定していた学習強度 $c$ の値が条件(4.16)-(4.17b)を満たすようになるまでこれを繰り返す. ここで $B_{outside}$ と $B_{edge}$ の値として同じ平均値を採用したのは, Iterationの初期の段階では $B_{outside}$ と $B_{edge}$ の値には,それほど差はなく, この段階での全体的な興奮の平均値が最終的に求まる平衡状態の興奮の平均値を決めると考えたからである. 更に, 全ての第2層のニューロンの中で, 実際に興奮クラスターの大きさが仮定した円



形クラスターの大きさ  $N_c$  程度になるまで、条件(4.16)を満たす範囲にある学習強度  $c$  を仮定して Iteration を行って、学習強度  $c$  を求めた。

第1の方法を用いて求められた、 $c$  の範囲を(表4.2)に示す。第1の方法を用いて求められた  $c$  の範囲の  $c$  を用いて Iteration を行ったときに、望ましい解が得られないときは、その  $c$  を仮定して第2の方法を行うと学習強度  $c$  を設定することが容易となる。

こうして求められた学習強度  $c$  は、円形の興奮クラスターを仮定して求められたものなので、実際に縞模様のような第2層全体にわたるパターンを提示した場合に、となりあう興奮クラスターが接し合って網状になった興奮クラスターが現れる場合にも、この学習強度でいいかどうかは、平衡状態を実際に求めてみるまではわからない。しかし、完全に未知であった規格化されたモデルでの学習強度  $c$  のスケールを上述の方法によって大まかに見積もることができるのである。



図4.1 パターン形成の初期段階  
クラスターが互いに接し合っていない状態

この段階では、クラスターが互いに接し合っていないため、学習強度  $c$  のスケールを大まかに見積もることができる。



図4.2 パターン形成の最終段階  
クラスターが互いに接し合っている状態

この段階では、クラスターが互いに接し合っているため、学習強度  $c$  のスケールを大まかに見積もることができる。



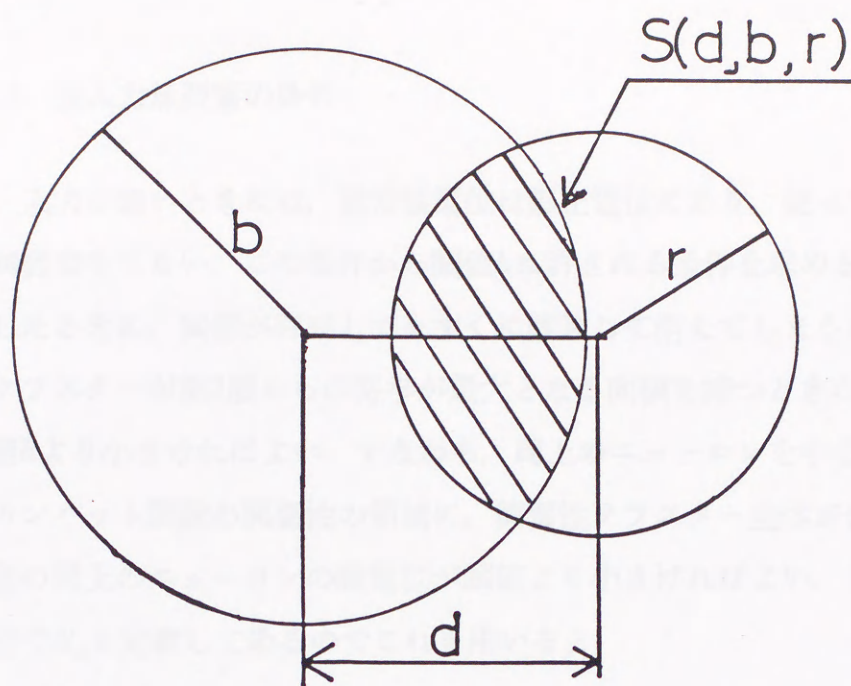


図4.4 2つの円の重なり部分の面積を与える関数

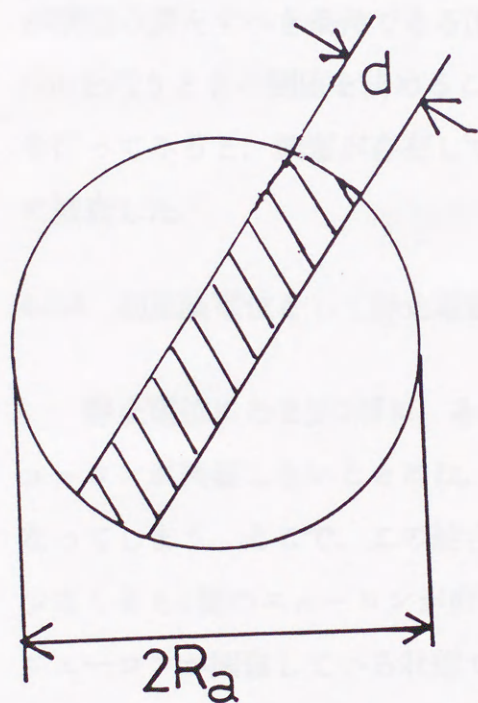


図4.5 パターン同士のオーバーラップがArborの半径を越えている場合

Arborの範囲からの入力しかないため、図の斜線部分を長方形と考えて求める。

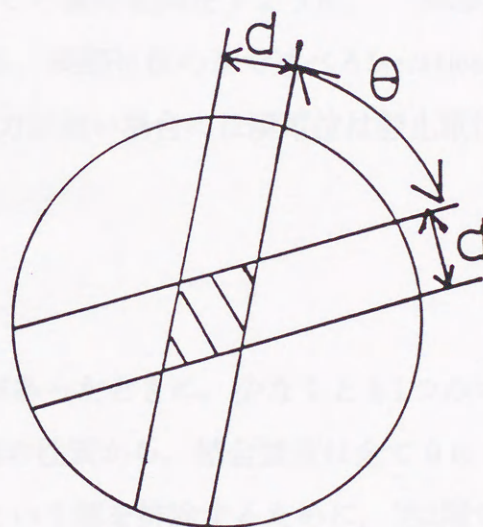


図4.6 パターン同士のオーバーラップがArborからはみ出していない場合

オーバーラップがArborからはみ出していないので、図の斜線部分そのものが入力となる。



#### 4.2.2. 無入力無興奮の条件

入力が無いときには、通常膜電位は静止電位にあり、従って、大きな神経興奮は生じない。この条件から閾値 $h$ に許される条件を求める。入力を零にしたときに、興奮が存在してもすぐに減衰して消えてしまうためには、興奮クラスターが第2層からの寄与が最大となる面積を持つときの膜電位が、閾値 $h$ より小さければよい。すなわち、周上のニューロンを中心とするメキシカンハット関数の興奮性の領域に、興奮性クラスター全体が含まれている場合の周上のニューロンの膜電位が閾値より小さければよい。この面積は前の節で $N_e$ と定義してあるのでこれを用いると、

$$N_e E \leq h \quad (4.32)$$

が閾値の満たすべき条件である(図4.7)。この条件を満たすように、Iterationを行うときの閾値を決めることにする。実際に後の章で述べるIterationを行ってみると、興奮が存在しても、入力が無い場合には膜電位は静止電位に減衰した。

#### 4.2.3. 初期膜電位として静止電位の仮定

静止電位にある第2層に、ある入力があったときに、少なくとも1つのニューロンが興奮しないことには、Hebb則の性質から、結合強度は全て0になってしまう。そこで、この結合強度0という解を排除するために、第2層で少なくとも1個のニューロンが興奮するという条件を求める。第2層で1個のニューロンが興奮している状態では、第2層の他のニューロンからの入力は存在しない。このニューロンの膜電位に寄与するのは第1層からの入力のみである。またこのニューロンは他の入力パターンによって興奮することは無いとすると、最も大きな入力を受けるニューロンへの入力大きさは、少なくともこのニューロンだけは発火しているのだから(2.20b)式で  $z_i^d = 1$  において求めると、前の節で求めた  $B_{auto}$  だけを含む入力になっている。これを  $A_{auto}$  と書くと



$$A_{auto} > h \quad (4.33)$$

となる。ここで  $A_{auto}$  は、最も大きな入力を受けているニューロンへの入力であって、学習強度  $c$  と前節で求めた  $B_{auto}$  を用いて  $A_{auto} = c B_{auto}$  の形で書ける。従って、学習強度  $c$  に対する条件として

$$c_{lower}' < c \quad (4.34)$$

但し、

$$c_{lower}' = \frac{h}{B_{auto}} \quad (4.35)$$

を求めることができる。これは3.3.3節で求めた式と同じ形をしている。

(4.34)式の条件は、クラスターが大きい場合、前の節で求めた(4.16)式の条件よりもきつい条件となっている。そこで、2つの式を併せて、

$$c_{lower}' < c < c_{upper} \quad (4.36)$$

とし、これを抑制性層内結合強度  $I$  について解くと、

$$I_{lower} < I \quad (4.37)$$

となる。但し、

$$I_{lower} = \frac{\left( \frac{B_{outside}}{B_{auto}} - 1 \right) h + N_e' E}{N_c - N_e'} \quad (4.38)$$

である。

これらの条件は次のように用いた。まず(4.32)式を満たすように閾値  $h$  を定め、その後で、(4.37)式を満たすように  $I$  を求め、更に(4.36)を満たすような学習の強さ  $c$  を求めた。



興奮性層内結合強度 $E$ やその結合の半径 $r_e$ , 入力パターンの縞の線幅 $d$ , Arborの半径 $Arbor$ 等を次のように選ぶと, 上記の条件に現れる $I_{lower}$ ,  $c_{lower}$ ,  $c_{lower}'$ ,  $c_{upper}$ 及び,  $h_{min}$ の値を,  $b$ ,  $h$ ,  $I$ を各値に選んだときに求めて表にした. 但し $h_{min}$ は, (4.32)式の左辺の値である.

$b$	$h$	$I$	$r_e$	$d$	$Arbor$	$E$	$h_{min}$
1.0	1.35	0.031436	1.43	0.355855	0.23	0.51	0.53
1.0	1.38	0.111775	1.61	0.105613	0.53	0.52	0.58
1.0	1.45	0.051671	1.80	0.043074	0.59	0.60	0.61
1.0	1.49	0.025622	1.91	0.025622	0.53	0.60	0.61
1.0	1.51	0.019171	1.94	0.017421	0.53	0.62	0.65
1.0	1.52	0.015413	1.95	0.013191	0.53	0.63	0.66
1.0	1.53	0.012905	1.95	0.010405	0.54	0.65	0.66
1.0	1.54	0.009514	1.97	0.008921	0.54	0.65	0.66
1.0	1.55	0.008464	1.97	0.005465	0.54	0.65	0.66



(表4.2)

興奮性結合強度( $E$ ):1.0  
 興奮性結合の半径( $r_e$ ):1.0  
 ストライプの幅( $d$ ):2.0  
 Arborの半径( $Arbor$ ):4.0

$b$	$h$	$I$	$h_{\min}$	$I_{lower}$	$c_{lower}$	$c_{lower}'$	$c_{upper}$
1.0	1.56	0.391430	1.42	0.355845	0.23	0.51	0.53
2.0	1.78	0.111775	1.62	0.101613	0.30	0.58	0.60
3.0	1.85	0.051671	1.69	0.046974	0.32	0.60	0.63
4.0	1.89	0.029622	1.72	0.026929	0.33	0.61	0.64
5.0	1.91	0.019171	1.74	0.017428	0.33	0.62	0.65
6.0	1.92	0.013412	1.75	0.012193	0.33	0.63	0.65
7.0	1.93	0.009905	1.76	0.009005	0.34	0.63	0.66
8.0	1.94	0.007614	1.77	0.006921	0.34	0.63	0.66
9.0	1.95	0.006034	1.77	0.005485	0.34	0.63	0.66



### 4.3. 平面空間における平均入力刺激

図4.6で考察したことをもとに興奮性も抑制性も両方のタイプの神経細胞の空間分布を考えた。2次元の場合には1次元の場合のように、入力空間と出力空間を同じ平面に表現する事ができるので、いろいろを入力パターンを提示した場合に、第2層のニューロンが最も大きな反応を示すパターンの位置をそのニューロンの位置に照会する。これを最大応答と呼ぶ事にする。また、あるパターンに対する第2層の応答を興奮度と呼ぶ。更に、第2層で得た興奮的受容野ではなく、生理学実験で示されているような通常の受容野に対応する、本論文のモデルの各ニューロンの受容野を調べる。

#### 4.3.1. 受容野

第2層に1層目のニューロンが興奮しているスポットパターン(図4.6)を入力し、その刺激が第2層のニューロンに与える中心の大きさを、10段階で評価して、それによって第2層のニューロンの中心の位置に、図4.7の大きさで表示した。この大きさを興奮性受容野と呼ぶ。これは、第2層の生理学実験で示されている受容野の大きさを示している。いくつかの特性内と受容野(図4.7)(図4.11)の大きさを示している。

(図4.7)は第2層の(12, 13)と(13, 14)の位置にあるニューロンの、興奮性受容野である。興奮方向の刺激をこの位置に提示したとき、注目している第2層のニューロンは最大の反応を示す。

図4.7  $2b < r_e$  の場合

もっとも入力が大きいののは抑制性の入力が無い場合である。図は興奮クラスターがメキシカンハットの興奮性領域にすっぽり入ってしまっている場合。

(図4.7)は第2層の(12, 13)と(13, 14)の位置にあるニューロンの、興奮性受容野である。興奮方向の刺激をこの位置に提示したとき、注目している第2層のニューロンは最大の反応を示す。このように、興奮性タイプの受容野が存在することから生理学実験(Barlow, 1982)からは推測され、生理学実験(Barlow, 1982)などで示されている。しかし、(入力層のニューロン数)×(出力層のニューロン数)という膨大な組合せ強度を得



### 4.3. 平衡状態における平均パルス頻度

前の節で考察したことをもとに両層とも $20 \times 20$ のサイズの2次元2層モデルの数値計算を行なった。2次元の場合には1次元の場合のように、入力空間と出力空間を同じ平面に表現することはできないので、いろいろな入力パターンを提示した場合に、第2層のニューロンが最も大きな反応を示すパターンの傾きをそのニューロンの位置に表示する。これを最大応答野と呼ぶ事にする。また、あるパターンに対する第2層の応答を影響野と呼ぶ。更に、第3章で扱った抽象的な受容野ではなく、生理学実験で示されているような通常受容野に対応する、本研究のモデルの各ニューロンの受容野も調べる。

#### 4.3.1. 受容野

第1層に19個のニューロンが興奮しているスポットパターン(図4.8)を入力し、その時の第2層の或るニューロン $i$ の反応の大きさを、10段階で評価して、それぞれの第1層上のスポットパターンの中心の位置に、黒丸の大きさで表示した。これを、第2層のニューロン $i$ の受容野と呼ぶ。これは、3.2節の生理学的な実験での受容野の定義と一致している。いくつかの特徴的な受容野を(図4.9)-(図4.11)に挙げる。

(図4.9)は第2層の右上( $x, y) = (12, 14)$ )の位置にあるニューロンの、棒状になった受容野である。斜め方向の棒をこの位置に提示したときに、注目している第2層のニューロンは最大の反応を示す。

(図4.10)は第2層の左下( $x, y) = (5, 5)$ )の位置にあるニューロンの受容野である。このような受容野も全体の半数ぐらい存在した。

(図4.11)は第2層の右下( $x, y) = (12, 5)$ )の位置にあるニューロンの、反転した棒状になった受容野である。斜め方向の反転した棒をこの位置に提示したときに、注目している第2層のニューロンは最大の反応を示す。このように、様々なタイプの受容野が存在することは心理学実験(Marr, 1982)からは推測され、生理学的実験(Kuffler, 1984)などで示されている。しかし、(入力層のニューロン数) $\times$ (出力層のニューロン数)という膨大な結合強度を持



つ系に様々なパターンが提示されるモデルで、受容野を示すことは非常に困難な問題であった。特に試行錯誤だけから、数多くの未知パラメーターを決定するのは不可能と言わないまでも非常に困難であろう。(2.23)式のように平衡状態を求める方程式をまとめられたことと、(4.16)-(4.38)式に示されるパラメーター間の条件を求めることができて、初めて實際上可能になるのである。



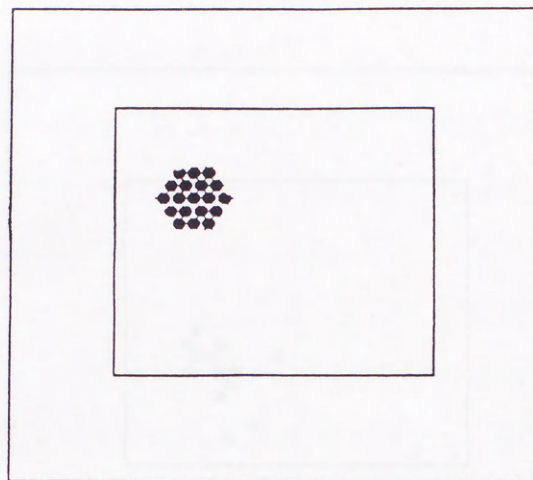


図4.8 スポット入力パターン

受容野を計算するときの入力パターンは、図のような19個のニューロンが発火しているパターンで、それぞれの第1層ニューロンが中心となるように、 $20 \times 20 (= 400)$ 箇所に表示した。

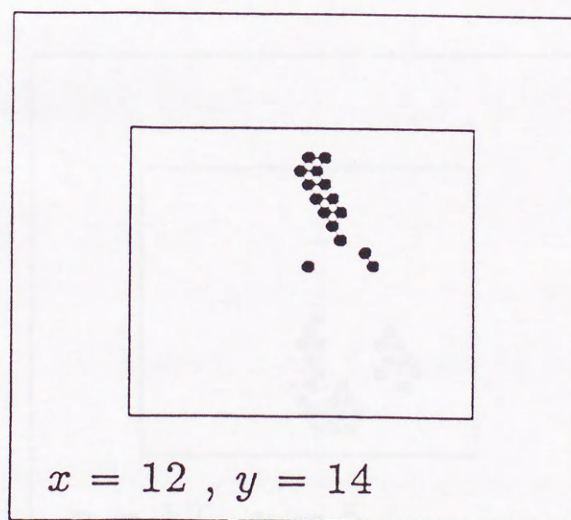


図4.9 棒状の受容野

第2層の  $x = 12, y = 14$  の位置にあるニューロンの受容野。棒状の形をしている。



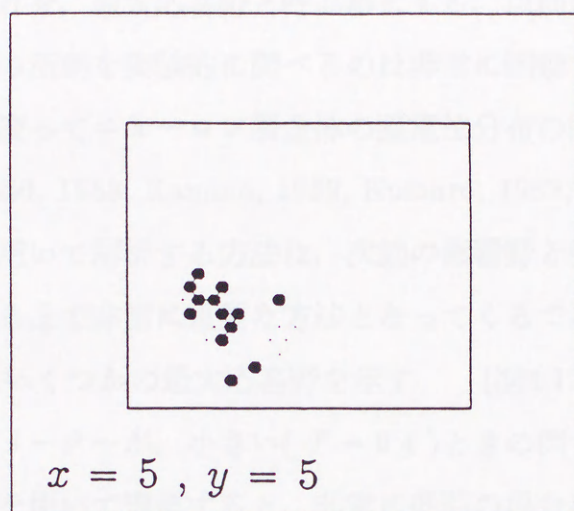


図4.10 受容野

第2層の  $x = 5$ ,  $y = 5$  の位置にあるニューロンの受容野.

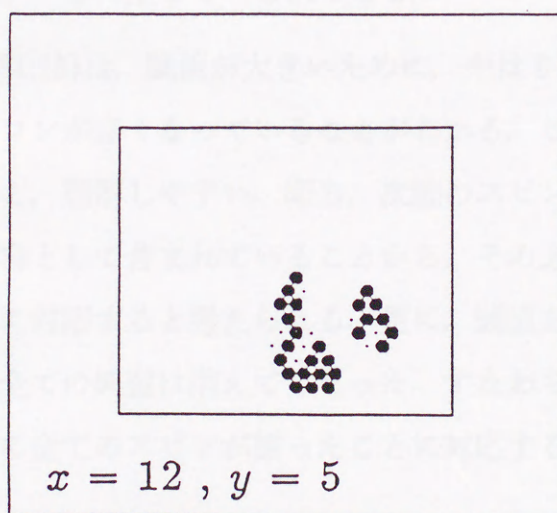


図4.11 反転した棒状の受容野

第2層の  $x = 12$ ,  $y = 5$  の位置にあるニューロンの受容野. 反転した棒状の形をしている.



### 4.3.2. 最大応答野

いろいろな傾きの縞模様を入力していったとき、第2層のニューロン $i$ が最も強く反応したパターンの傾きをそのニューロン $i$ の位置に線分で表示した。これを、最大応答野と呼ぶ事にする。以前はこのような多くのニューロン全体の活動を実験的に調べるのは非常に困難であったが、近年電位感受性色素を使ってニューロン層全体の膜電位分布の同時計測が可能になってきた (Grinvald, 1988, Kamino, 1989, Komuro, 1989, Iijima, 1989) ため、このような図を用いて解析する方法は、次節の影響野と併せて神経回路網の振舞いを理解する上で非常に重要な方法となってくるであろう。(図4.12(a))—(図4.14)にいくつかの最大応答野を示す。(図4.12(a))は出力関数の傾きを決めるパラメーターが、小さい( $T = 0.4$ )ときの例である。次節のスピン系アナロジーを用いて理解すると、非常に低温の場合に対応する結果である。図から明らかなように、或一つの方向(横方向)を好むニューロンが多くなっていることがわかる。これは、スピン系に対応させて考えると、低温であるためにフェロクラスターが発達し易いという、ランダム性の少ないスピン系で通常見られる現象に対応していると考えられる。(図4.12(b))は、方向毎の棲み分けが一様に生じている例である。

(図4.13)は、閾値が大きいために、やはり或一つの方向(横方向)を好むニューロンが多くなっていることがわかる。これも、スピン系に対応させて考えると、理解しやすい。即ち、次節のスピン系ハミルトニアンに、閾値は負の外場として含まれていることから、その方向にスピンがそろい易いということに対応すると考えられる。更に、閾値を大きくして $h = 2.0$ としたところ、全ての興奮は消えてしまった。すなわちこれは、完全に負方向の外場の向きに全てのスピンが揃ったことに対応する。



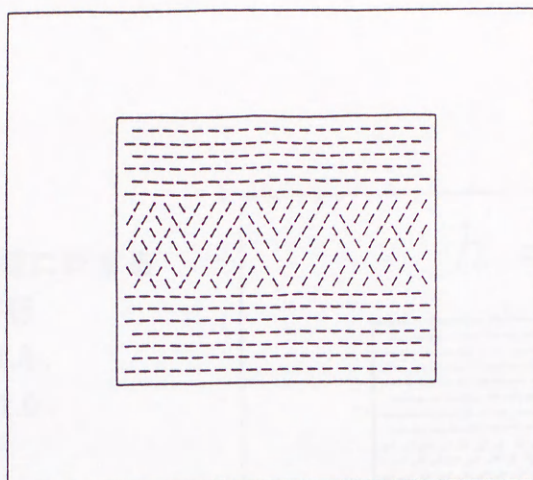
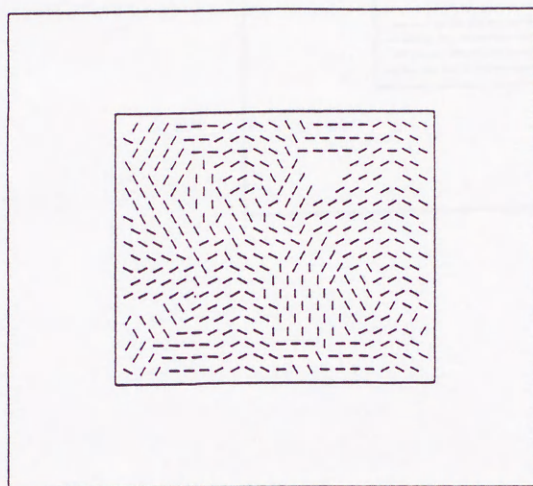
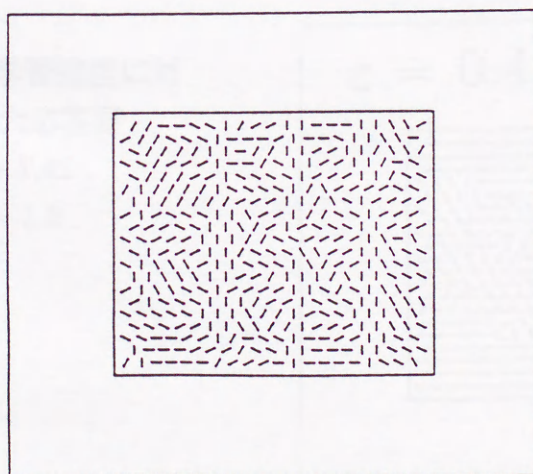
(a)  $T = 0.4$ (b)  $T = 1.0$ (c)  $T = 4.0$ 

図4.12 種々の仮想温度  $T$  に対する最大応答野

パラメーター  $c = 0.165$ ,  $h = 1.42$ ,  $I = 0.01$ , (a)  $T = 0.4$ , (b)  $T = 1.0$ ,  
(c)  $T = 4.0$ .



図4.13 大きい閾値に対する  
最大応答野

$c = 0.17$ ,  $h = 1.8$ ,  
 $I = 0.01$ ,  $T = 1.0$ .

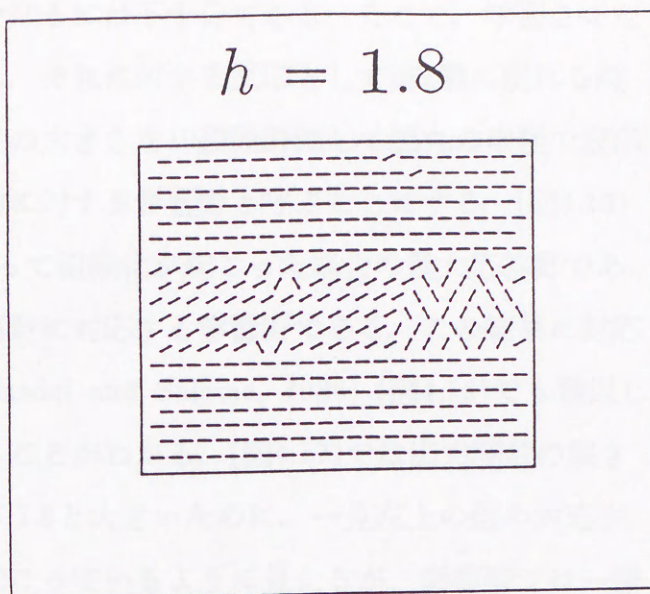
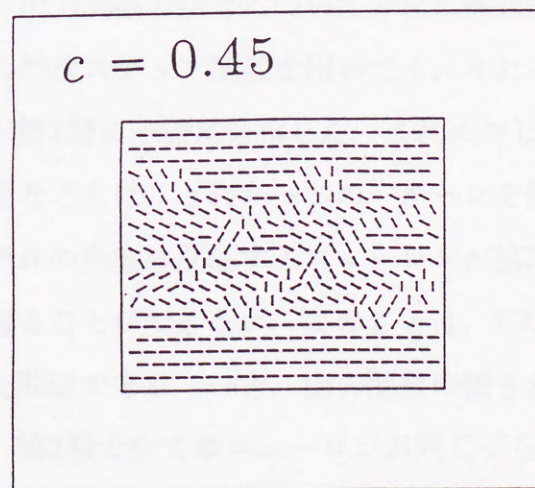


図4.14 大きい学習強度に対  
する最大応答野

$c = 0.45$ ,  $h = 1.42$ ,  
 $I = 0.01$ ,  $T = 1.0$ .





### 4.3.3. 影響野

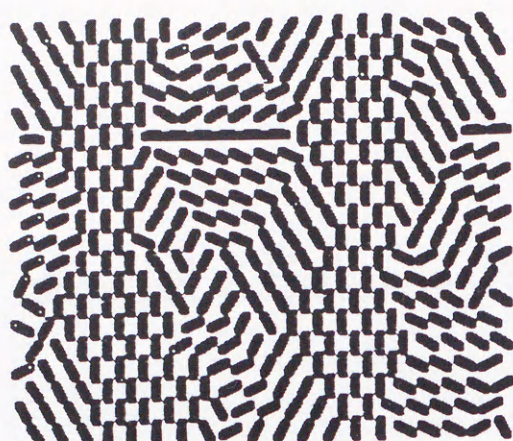
前節で示した最大応答野だけでは、あるパターンを入力したとき第2層がどのような応答をするのかを知るには不十分である。そこで、学習させたあるパターンを入力したときに、それに対する反応として第2層に現れる興奮パターンを、出力パルス頻度の大きさを10段階評価して黒丸の半径で表示した。これをそのパターン入力に対する影響野と呼ぶことにする。(図4.15)の左上の図は第2層全体にわたって組織化が起こった場合の最大応答野である。残りの図は、この最大応答野に対応する影響野である。この結果に対応する神経生理学実験の結果 (Blasdel and Salama, 1986) (図4.16)でも類似した縞状のパターンが生じていることがわかる。(図4.17)では出力関数の傾きを決定するパラメーターが $T = 1.8$ と大きいために、一見左上の図の対応する最大応答野には棲み分けが起こっているように見えるが、影響野では一様に全てのニューロンがどのパターンに対しても、似た応答を示すことがわかる。これも、スピン系と対応させて理解することができる。すなわち、系の温度が高いためにスピン系がバラ状態にあって、全てのスピンの、平均的に外場と同じレベルの磁化を持っている状態に対応している。(図4.18)は $T = 0.2$ の場合の最大応答野と影響野である。

前節の結果と併せて考えると、出力関数の傾きについて非常に興味深い結論を得ることができる。1次元の時はステップ関数を用いても、それぞれのパターンに反応するニューロンが第2層に一様に分布した。これに対し2次元では、出力関数の傾きが非常に急なときは、どれか一つのパターンを好むニューロンが多くなるため、それぞれの角度に反応するニューロンが第2層全体に一様に分布するような解を得ることができない。このことは、2次元系を取り扱うときに初めてでてきた問題である。一方、出力関数の傾きが小さいときは、どの角度に対しても、第2層で全てのニューロンが同じぐらいの反応を示すようになってしまう。従って、出力関数の傾きについて望ましい傾きがあると考えられる。この傾きにスピン系の相転移温度のような臨界値が存在するかどうかは不明である。ステップ状の出力関数や、出力関数の傾きが小さいために実際に有効に働く部分が線型な出力関数が、計算上望ま



しくないという結果は重要である。また、ステップ状の関数が生理学実験 (Hodgikin, 1948) で見られないことと関係があるかどうかは今後の問題である。





Result File Name: T2h15c3\_115  
 output File name : stdout(6)  
 wii(auto feedback):  
 no

hi: 0.2000000000000000  
 dUUU: 0.  
 exciteN: 16.00000000000000  
 exitcond: 1.000000000000000D-01  
 maxcount: 100  
 i: 0.2000000000000000  
 h: 1.5000000000000000  
 c: 0.3000000000000000  
 ArborN: 4  
 Nre: 1  
 Nri: 8  
 Nd: 5.0000000000000000  
 Ndu: 1.0000000000000000  
 EE: 1.0000000000000000  
 ET: 1.500000000000000D-02  
 E(Z)= 0.71070263587808

V(Z)= 0.2041781835

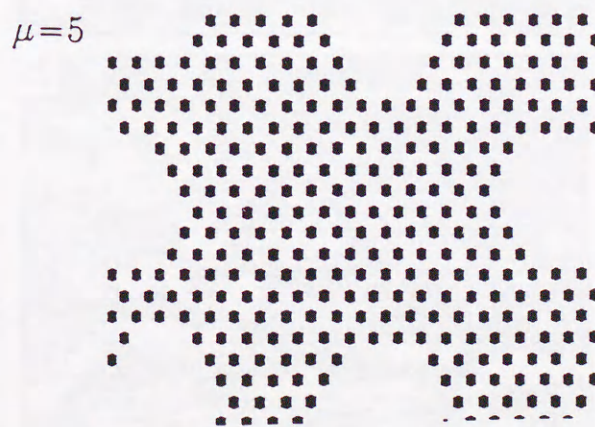
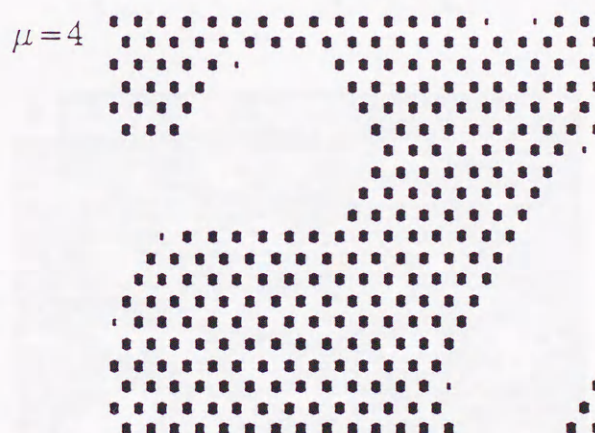
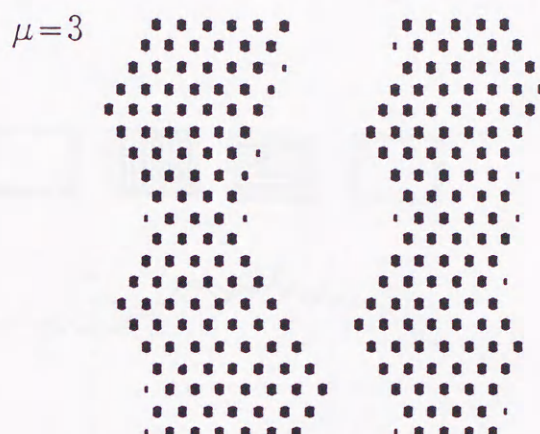
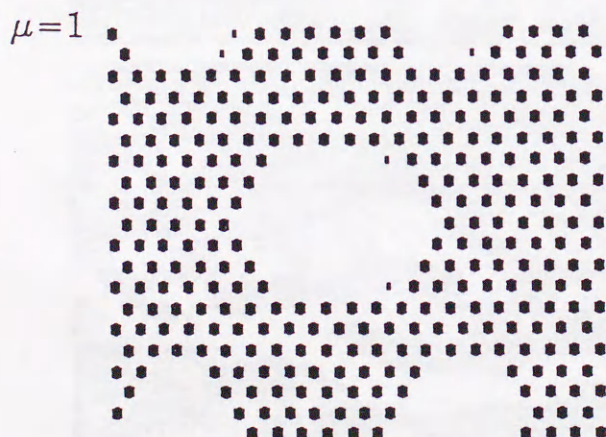
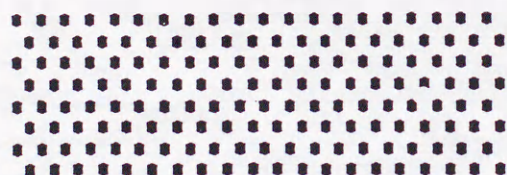
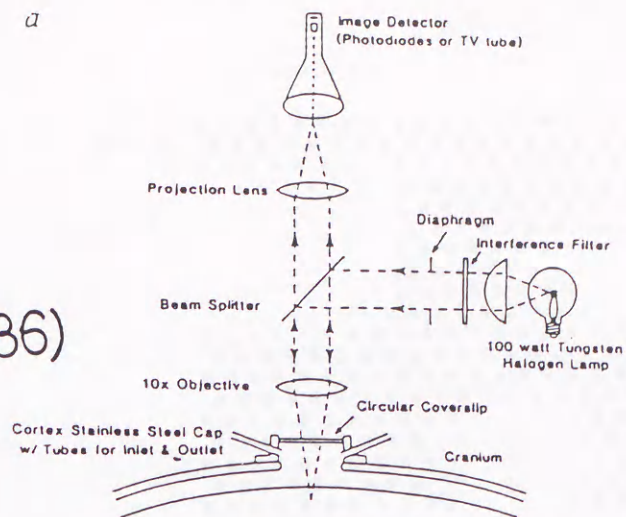


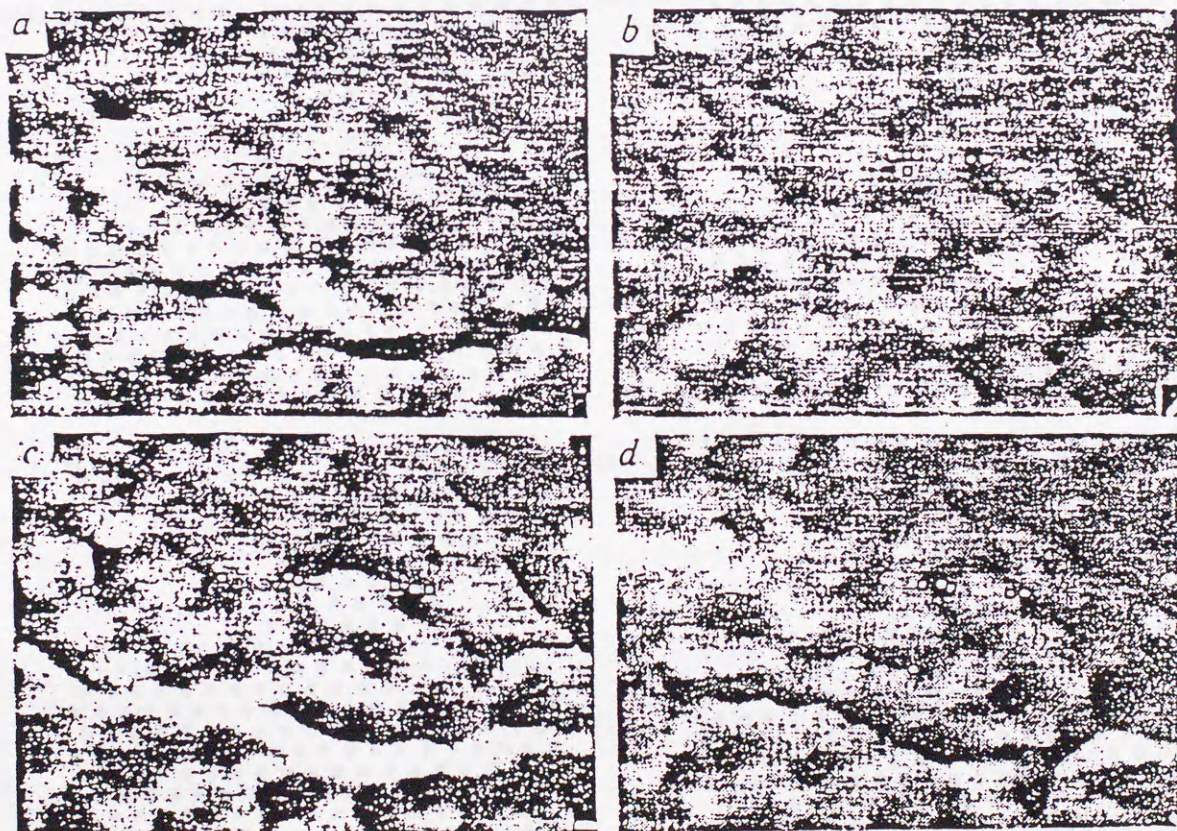
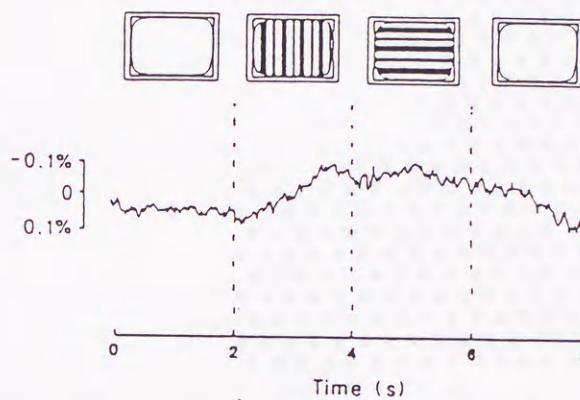
図4.15  $T = 0.4$  の場合の最大応答野(左上)と  $\mu = 0 \sim 5$  の各入力パターンに対する第2層の反応(影響野)



# Blasdel & Salama (1986)



b







```

Result File Name: T9h15c3.115
output File name : stdout(6)
wii(auto feedback):
no
hi: 0.2000000000000000
dUUU: 0.
exciteN: 16.00000000000000
exitcond: 1.00000000000000D-01
maxcount: 100
l: 0.9000000000000000
h: 1.5000000000000000
c: 0.3000000000000000
Arborn: 4
Nre: 1
Nri: 8
Nd: 5.0000000000000000
Ndu: 1.0000000000000000
EE: 1.0000000000000000
TL: 1.5000000000000000D-02
E(2)= 0.66470585706374
V(2)= 0.2039394544

```

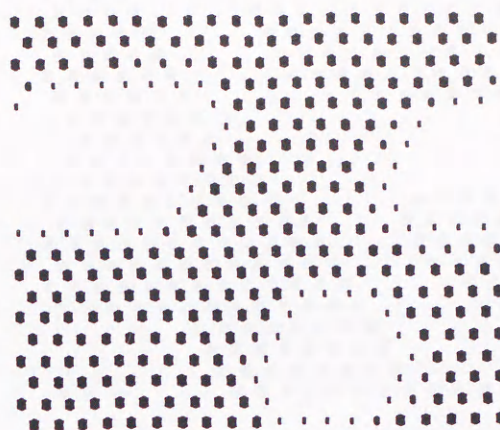
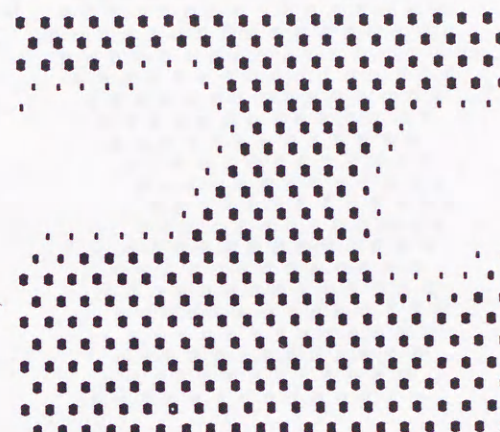
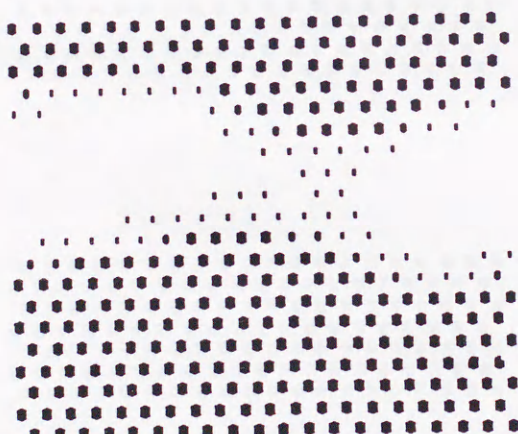
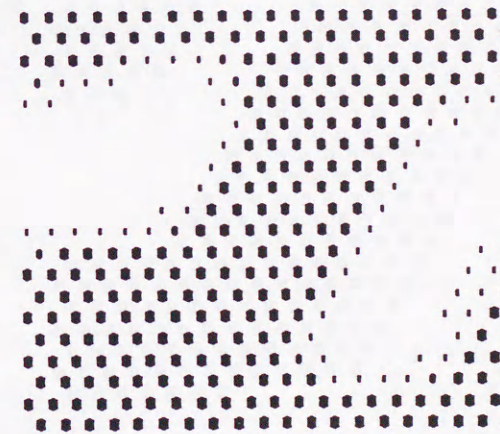
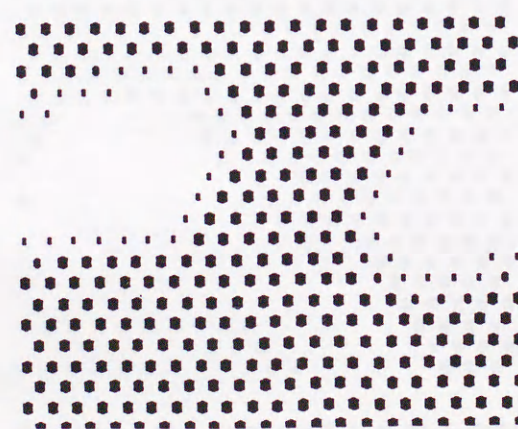
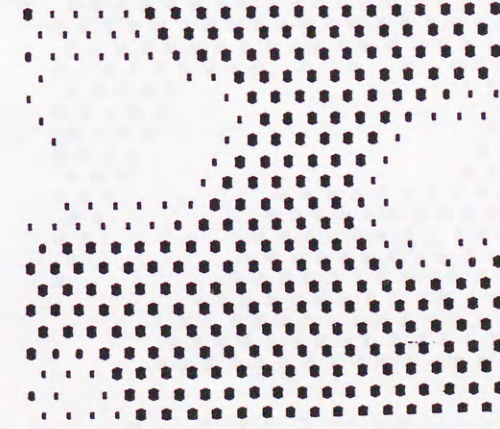
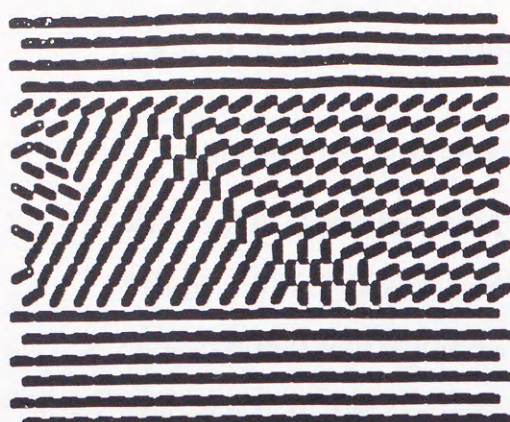
 $\mu=2$  $\mu=3$  $\mu=0$  $\mu=4$  $\mu=1$  $\mu=5$ 

図4.17  $T = 1.8$  の場合の最大応答野(左上)と  $\mu = 0 \sim 5$  の各入力パターンに対する第2層の反応(影響野)





```

Result File Name: T1h15c3, I15
Output File Name : stdout(6)
wii(auto feedback):
no
hi: 0.2000000000000000
dUUU: 0.
exciteN: 16.00000000000000
exitcond: 1.00000000000000D-01
maxcount: 100
i: 1.00000000000000D-01
h: 1.5000000000000000
c: 0.3000000000000000
Arborn: 4
Nre: 1
Nri: 8
Nd: 5.0000000000000000
Ndu: 1.0000000000000000
Et: 1.0000000000000000
I1: 1.50000000000000D-02
E(2): 0.67695447953880
V(2): 0.2183073389

```

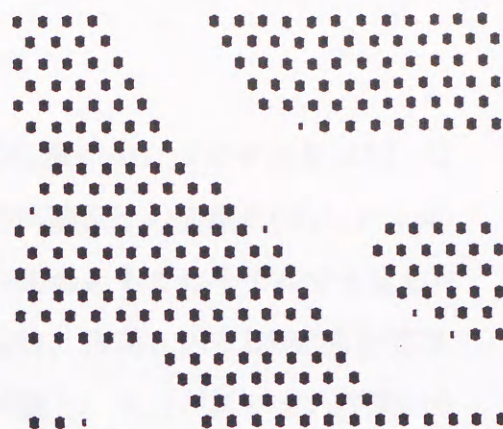
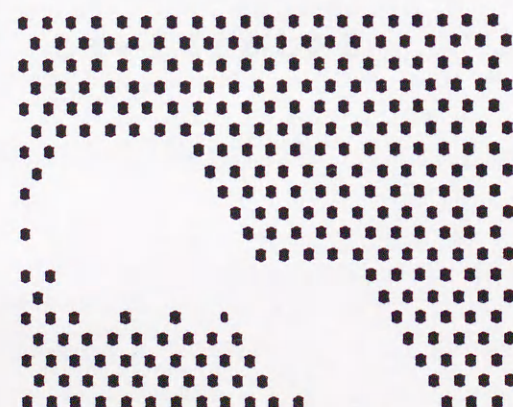
 $\mu=2$  $\mu=3$  $\mu=0$  $\mu=4$  $\mu=1$  $\mu=5$ 

図4.18  $T = 0.2$  の場合の最大応答野(左上)と  $\mu = 0 \sim 5$  の各入力パターンに対する第2層の反応(影響野)



#### 4.3.4. レチノトピーと方向選択性との関係

視覚野(17野)の脳皮質上でニューロンの位置が少しずつずれながら、反応する角度は連続的に変化して行くような方向選択性の組織化(Hubel and Wiesel, 1977)に類似の現象が、側抑制相互作用のあるこのモデルでも見られるかどうかは興味深い問題である。この問題は、方向という1次元的な情報を、ニューロン層の空間情報にマップする問題と、入力パターンの空間的な位置がニューロン層にトポロジーを失わないようにマップされるという2次元のレチノトピー(Retinotopy)の問題とが、どのように関係しているかを考える上で興味深い。少なくとも入力パターンは2次元で、方向 $\theta$ の1次元を併せて3次元の情報を、第2層という2次元空間にマップしなくてはならないから、次元の折り畳みが生じていなくてはならない。本論の4.3.2節の最大応答野の結果は、近い角度に反応するニューロンが近い位置に存在し、近い位置にあるニューロンが近い位置への入力に対して反応する弱いレチノトピーと、方位選択性の弱い連続性が混在している状態を示している。

(図4.19)の1, 2, 3, 4番のニューロンは連続的に反応する角度が変化している。このようなニューロンのグループは反応野の各所で見る事ができる。(図4.20)はこの方向に並んでいるニューロンの最大反応角度をプロットしたものである。これは第3章で引用した(Hubel and Wiesel, 1974)(図3.15)の生理学実験に定性的に対応させることができる。また5番と隣り合う6番のニューロンの受容野は(図4.21a,b)のようになっている。このように近い位置にあるニューロンの受容野はやはり近い位置にあり、レチノトピーが成立していることがわかる。



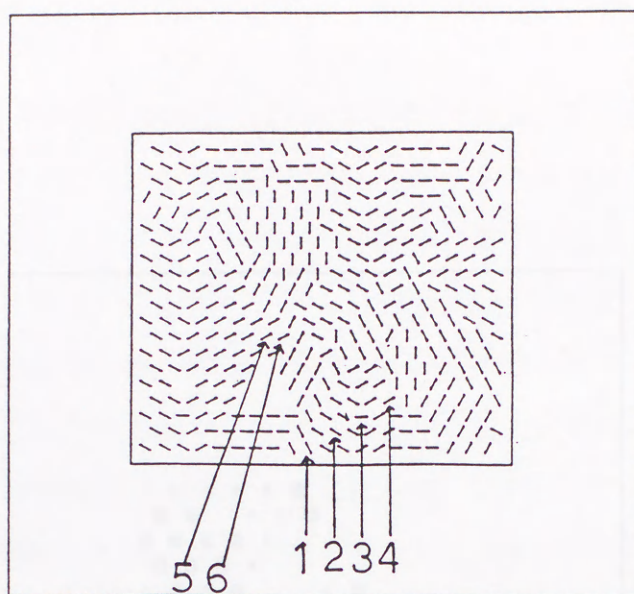


図4.19 方向選択性の自己組織化(その1)

1, 2, 3, 4番のニューロンは連続的に反応する角度が変化している。このようなニューロンのグループは反応野の各所で見ることができる。

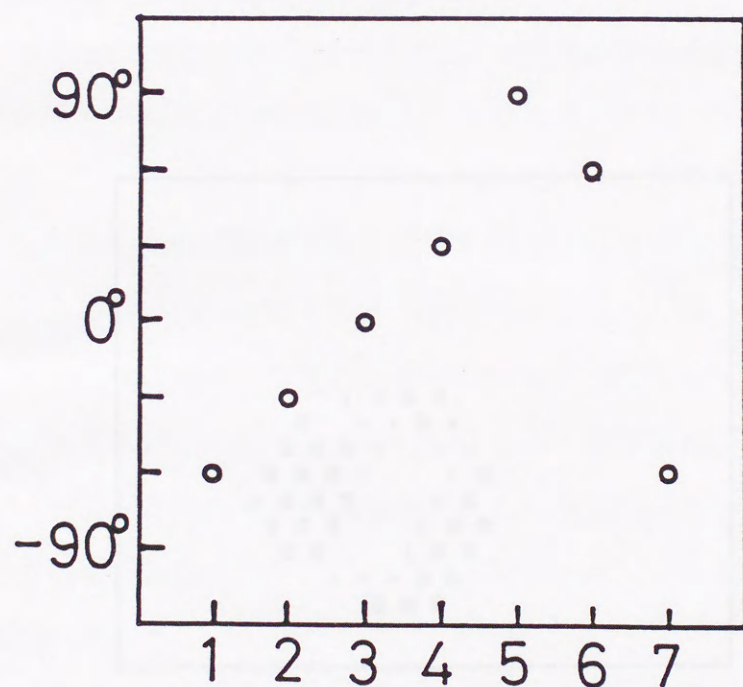


図4.20 方向選択性の自己組織化(その2)

(図4.19)の1,2,3,4のニューロンの並んでいる方向に対してそれぞれのニューロンの最大反応角度をプロットした。これは (Hubel and Wiesel, 1974) (図3.15) の生理学実験に定性的に対応させることができる。



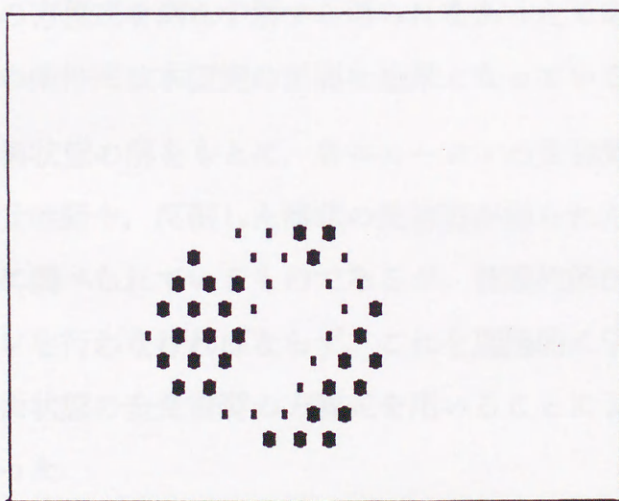
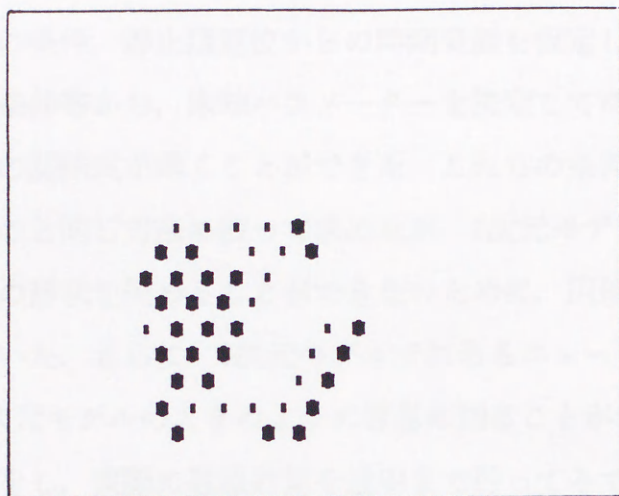


図4.21a,b レチノトピー

(図4.19)の5番と隣り合う6番のニューロンの受容野. このように近い位置にあるニューロンの受容野はやはり近い位置にあり, レチノトピーが成立していることがわかる.



#### 4.4. まとめ

第2層内に側抑制型層内結合を持つ2次元2層モデルの性質を、理論的解析によって調べ、平衡状態のニューロン系の振舞いを明らかにすることができた。興奮クラスターが存在するための条件、無入力に対して興奮が生じないための条件、静止膜電位からの時間発展を仮定したときに、興奮が生ずるための条件等から、未知パラメーターを決定してゆくための、未知パラメーター間の関係式を導くことができた。これらの条件は1次元モデルで行なわれたものと同じ方法に依って求めたが、2次元モデルにおいては、興奮クラスターの形状を決めることができないために、円形の興奮クラスターを仮定して導いた。さらに、2次元モデルではあるニューロンへの全入力の大きさを、1次元モデルのときのように容易に知ることができないので、いくつかの仮定をし、実際に数値計算を途中まで行ってみて、望ましい全入力の大きさを求め、これを用いて他のパラメーターを決定した。これらの条件にあてはまるパラメーターを用いたために、シミュレーションを有効に行うことができた。特に、2次元モデルでは、1次元モデルの場合に比べて許されるパラメーターの範囲が非常に狭い。このためこれらの条件を知らなかったら、平衡状態の方程式を満たす解すら得られなかったであろう。この意味において、これらの条件式は本研究の重要な結果となっている。

平衡状態の解をもとに、各ニューロンの受容野を求めることができた。棒状の受容野や、反転した棒状の受容野が得られた。受容野は生理学実験では普通に調べられているものであるが、理論的解析には、大規模なシミュレーションを行わなければならない。これを理論的に示す研究は少ない。本研究では平衡状態の全受容野の方程式を用いることによって、はじめてこれが可能になった。

第2層内でのニューロンが最も強く反応する入力パターンの傾きの分布を示した最大応答野を求めた。最大応答野の中ではそれぞれの方向に反応するニューロンが、或一定の大きさと棲み分けてクラスターを作っていることが分かった。出力関数の傾きを急峻にすると特定の方向を好むニューロンが



増加する。また、閾値を大きくしても同様の結果が得られた。

各入力パターンに対する第2層ニューロン全体の反応を示す影響野を求めることができた。ある方向に反応するニューロンは縞状に分布していることがわかった。出力関数の傾きが小さいときには、全てのニューロンが、全ての入力パターンに対して同程度の反応を示すようになる。従って、出力関数の傾きは小さすぎても大きすぎてもいけないことがわかった。

平衡状態として、弱いレチノトピーと方位選択性の弱い連続性が、混在している状態が得られた。これは、空間次元と方向の次元を合わせた3次元の情報を、第2層の2次元の中にうまく折り畳んだ自己組織化が生じるという意味において非常に興味深い結果である。



## 第5章 物理系とのアナロジー

この章では、側抑制のある神経回路網の2層モデルにおける自己組織化の結果としてできる受容野が、特定の条件下では物性物理学におけるスピンの磁化として解釈できることを示す。このことは本研究で用いたモデルが、物理系と全く無関係に作られたことを考えると、このような類似性が成立することは驚くべきこととである。この結果を用い、確立された物理学の処方による自己組織化の理解を試みる。更に、このモデルには物理系に存在しないような生物系に特有な項が含まれることを指摘し、この項の存在によって初めて現われる現象について考察する。このような物理系とのアナロジーを考える事によって、このモデルに対する理解を深めてゆくことができる。



### 5.1. Isingスピンの平均場理論

出力関数 $f$ として、4章で用いた(4.7)式のロジスティック関数を用い、次のような変数変換を行った。

$$\overline{z_i^\mu} = \frac{m_i^\mu + 1}{2} \quad (5.1)$$

この結果、 $\overline{z_i^\mu} = 0, 1$ の値を持つ場合、それに対応するものは $m_i^\mu = -1, 1$ であることに注意する。(3.3)式で表されるように、入力パターンが提示される確率がそれぞれ等しいという特別な場合に、このニューロン系の平衡状態の方程式(2.23)は、

$$m_i^\mu = \tanh \left[ \frac{1}{T} \left( \frac{c}{2M} \sum_{\nu=1}^M v_{\mu\nu}^{(i)} (1+m_i^\nu) + \frac{1}{2} \sum_{j=1}^N w_{ij} (1+m_j^\mu) - h \right) \right] \quad (5.2)$$

となる。これは2次元Isingスピン系の平均場理論の方程式になっている。この方程式の元になっているハミルトニアンは

$$H_0 = - \sum_{\mu=1}^M \sum_{\langle ij \rangle} J_{ij}^{(x)} \sigma_i^\mu \sigma_j^\mu - \sum_{i=1}^N \sum_{\langle \mu\nu \rangle} J_{(i)\mu\nu}^{(y)} \sigma_i^\mu \sigma_i^\nu - \sum_{i=1}^N \sum_{\mu=1}^M h_{i\mu} \sigma_i^\mu \quad (5.3)$$

但し、

$$J_{ij}^{(x)} = \frac{1}{2} w_{ij}, \quad (5.4)$$

$$J_{(i)\mu\nu}^{(y)} = \frac{c}{2M} v_{\mu\nu}^{(i)}, \quad (5.5)$$

$$h_{i\mu} = \frac{1}{2} \sum_{j=1}^N w_{ij} + \frac{c}{2M} \sum_{\substack{\nu=1 \\ \mu \neq \nu}}^M v_{\mu\nu}^{(i)} - h, \quad (5.6)$$

であり、 $\sigma_i^\mu$ 等は $\pm 1$ の値をとるIsingスピン演算子である。また $\mu = \nu$ の項を除いてあるが、この項については後で述べる。このハミルトニアン(5.3)は、



$i$ -軸方向に  $J_{ij}^{(x)}$ ,  $\mu$ -軸方向に  $J_{(i)\mu\nu}^{(y)}$  という交換相互作用を通して相互作用しあう, 2次元スピン系を記述している. 2次元正方格子の各頂点に置かれた Ising スピンは, (5.6)式で表される  $h_{i\mu}$  というローカルフィールドを受けている. 1次元モデルにおいてローカルフィールドについて考えた場合,  $w_{ij}$  は  $i$ - $j$ 間の距離の関数で,  $j$ に関する和によって  $i$ に依らなくなる. また,  $v_{\mu\nu}^{(i)}$  も同様に第2層全体にわたる Arbor で, 単に単純パターンの位置がずれただけのパターンのアンサンブルでは,  $\mu, \nu, i$  に依らなくなる. 結果として, 1次元モデルに一樣なアンサンブルを入力した場合は,  $h_{i\mu}$  は,  $i, \mu$  に依らない定数である.

$T \rightarrow 0$ の極限では, (4.7)式はステップ関数になるが, これは物理系のアナロジーでは絶対零度のスピン系に対応し, 平均場方程式は絶対零度の磁区パターンを与える. 上向きスピンだけを表示することにすれば, 第2章の全受容野と同じものを得ることができる. ロジスティック関数を用いた, より現実的なアナログニューロンのモデルは, 有限温度のスピン系に対応することになる. 特に物理系の温度パラメータは, 2次元ニューロン系で非常に興味深い役割を果たしていることが分かった. 第4章でも述べたように, 低温ではクラスターが大きくなりやすいために, 特別なパターンに対する受容野が広がり, 逆に高温ではパラ状態になるためにクラスターがつぶれて, 全てのニューロンが全てのパターンに弱く反応するようになってしまう. 従って, 本研究の2次元神経回路網において望ましい自己組織化が起きるためには, 望ましい温度の範囲が存在することになる. この温度にスピン系の相転移温度のような臨界値が存在するかどうかは不明である. ステップ状の出力関数や, 出力関数の傾きが小さいために実際に有効に働く部分が線型な出力関数が, 計算上望ましくないという結果は重要である. また, ステップ状の関数が生理学実験(Hodgikin, 1948)で見られないことと関係があるかどうかは今後の問題である.



## 5.2. このモデルに対応する2次元Isingスピン系

(5.3)式のハミルトニアンには、スピン間に働く2種類の相互作用が存在する。 $i$ -空間に働く相互作用は(5.4)式よりメキシカンハット結合そのものであり、あらかじめ与えられた遺伝情報ともいふべき相互作用である。 $\mu$ -空間に働く相互作用は(5.5)式より、入力パターン $x_k^\mu$ の間の相関行列を含む外力である(教育の効果)。すなわち、単なる式の類推から得られたハミルトニアンを再解釈することにより、本研究の神経回路網モデルは、縦方向には信号空間を起源とする相互作用が働き、横方向には遺伝的に与えられた相互作用が働いている2次元Isingスピン系と対応付けることができる。以降、 $i$ -空間を教育軸、 $\mu$ -空間を遺伝軸と呼ぶことにする(図5.1)。このモデルの類推から、自己組織化の結果得られる神経回路網の学習の平衡状態は、外界の情報を含む教育軸内に働く相互作用と、遺伝的情報を含む遺伝軸内に働く相互作用によって決まるスピン系の平衡状態と対応付けることができる。第3章のシミュレーションの結果が外界(信号空間)の構造を、敏感に反映しているのは、信号空間の構造そのものを含む $v_{\mu\nu}^{(i)}$ を起源とする $\mu$ -方向の相互作用がハミルトニアンに含まれていることから十分に理解できることである。



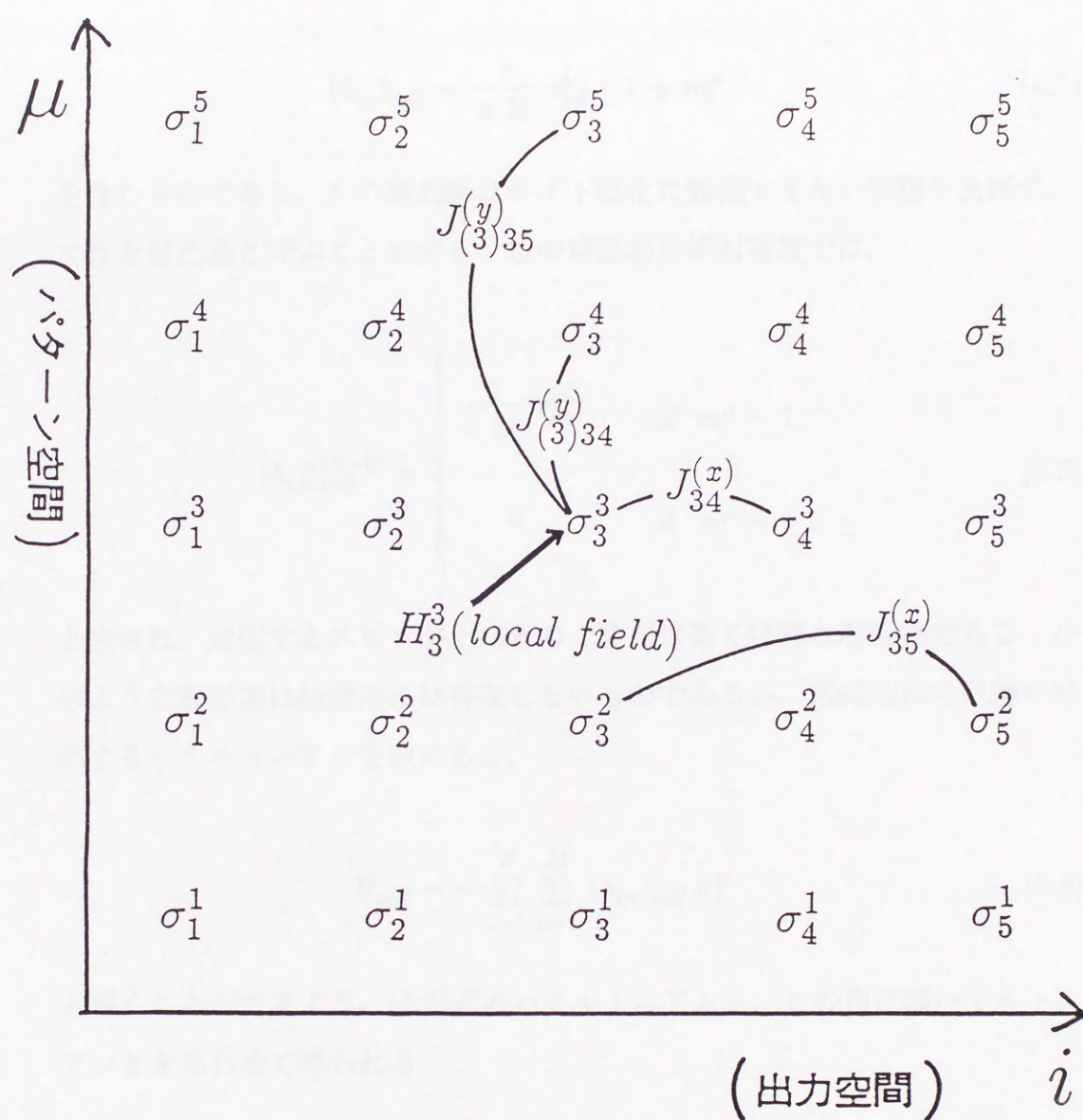


図5.1 本研究の神経回路網2層モデルに対応する2次元Isingスピン系

本研究の神経回路網2層モデルは、縦方向(パターン空間)に入力パターン同士の相関を起源とする相互作用  $J_{i\mu\nu}^{(y)}$  が働き、横方向(出力空間)にはメキシカンハット関数を起源とする相互作用  $J_{ij}^{(x)}$  が働いている2次元スピン系と対応付けることができる。



### 5.3. 自己場と様々な解

(5.3)式のハミルトニアンを求めるときに除いた,  $\mu = \nu$ の項は一つの有効場

$$(h_{i\mu})_{self} = \frac{c}{2M} v_{\mu\mu}^{(i)} (1 + m_i^\mu) \quad (5.7)$$

を含むものであり, この有効場はサイト磁化に無視できない影響を及ぼす. これを自己場と呼ぶことにする. この自己場は絶対零度では,

$$(h_{i\mu})_{self}^{(T=0)} = \begin{cases} \frac{c}{2M} v_{\mu\mu}^{(i)} & \text{if } m_i^\mu = 1 \\ 0 & \text{if } m_i^\mu = -1 \end{cases} \quad (5.8)$$

と表され, 対応するスピンの上向きするときだけ働く特殊な有効場である. このような有効場は物理系には存在しないものであるが, 形式的に自己場に対応するハミルトニアンを求めると,

$$H_{self} = - \sum_{i=1}^N \sum_{\mu=1}^M (h_{i\mu})_{self} \sigma_i^\mu \quad (5.9)$$

と書くことができよう. (5.3)式のハミルトニアンと, この自己場ハミルトニアンとをあわせて得られる

$$H = H_0 + H_{self} \quad (5.10)$$

に平均場近似を施すと, (5.1)式の平均場近似の方程式を求めることができる.

この自己場を含むハミルトニアンは, スピンのサイト磁化そのものを含んでいる. このために, 初期のサイト磁化の分布が, 系の時間発展に, 直接ハミルトニアンのローカルフィールドとして働くことになる. 初期に与えた

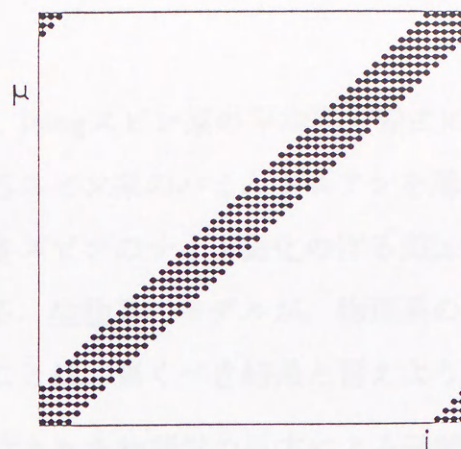


サイト磁化が全ハミルトニアン $H$ の平衡状態の解になっていなければ、サイト磁化の分布は変化し、これに応じて系は新たなハミルトニアンを持つことになる。すなわち、時間発展に応じてハミルトニアンも変化してゆくことになる。このように初期状態を直接ハミルトニアンに含ませる為に、外界からの影響と、初期の結合状態に大きく依存する生物系特有の性質が現れる。すなわち、物理パラメーターが等しくても初期状態が異なれば、異なる平衡状態に到達する可能性がある。

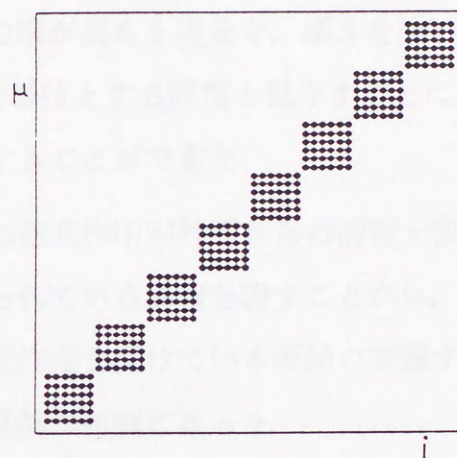
(図5.2a)-(図5.2c)は、第1章の(2.11)式のように井戸型近似されたメキシカンハット関数を用い、1次元モデルで様々な初期値からシミュレーションを行って得られた、全受容野の平衡状態である。どの図も、 $I = 0.5$ ,  $E = 1.0$ ,  $r_e = 2$ ,  $r_i = 20$ ,  $h = 2.0$ ,  $c = 9.0$ ,  $T = 0.01$ という同じパラメーターを用いた。黒丸のところに自己場が働いている。



(a) 連続的な全受容野



(b) ブロック状の全受容野(1)



(c) ブロック状の全受容野(2)

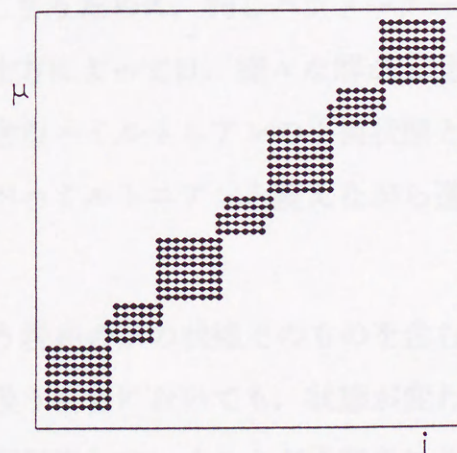


図5.2 同じパラメーターの値でいろいろな解が存在

1次元モデルで様々な初期値からシミュレーションを行って得られた、全受容野の平衡状態の図も、 $I = 0.5$ ,  $E = 1.0$ ,  $r_e = 2$ ,  $r_i = 20$ ,  $h = 2.0$ ,  $c = 9.0$ ,  $T = 0.01$  という同じパラメータを用いた。



#### 5.4. まとめ

学習の平衡状態の方程式を、Isingスピン系の平均場方程式に変換することによって神経回路網に対応するスピン系のハミルトニアンを導出することができた。このスピン系の上向きスピンのサイト磁化の作る磁区が、ニューロン系の全受容野に対応している。生物系のモデルが、物理系の全く異なる形式のモデルとして表現できることは、驚くべき結果と言えよう。

このアナロジーによって、確立された物理学の処方による理解をすることができ、生物系の理解をより深めることができた。また、2次元モデルの出力関数の傾きによって平衡状態の解が異なる現象を、傾きを決めるパラメーター $T$ を統計力学のエネルギーを単位とする温度と見なすことによってスピン系の秩序化の度合として理解することができた。

ハミルトニアンの中で縦方向の相互作用が外界からの情報を表し、横方向の相互作用が系に始めから与えられている情報を表すことから、系の状態は、教育軸方向と遺伝軸方向の相互作用を受けている両軸の交差する点にあるスピンの平衡状態であるという理解が可能になった。

特に、ハミルトニアンの自己場の項によって、ハミルトニアンに必然的にIterationの初期状態が含まれてしまうために、同じパラメーターを持つ系でもIterationの初期状態の設定の仕方によっては、様々な解が出現し得ることが示された。さらに、この項を含むハミルトニアンの平衡状態として与えられた自己場が生じるまで、計算がハミルトニアンを変えながら進んでゆくことが示された。

ハミルトニアンが自己場という現在の系の状態そのものを含むために、元の方程式のダイナミクスを取り扱う場合においても、状態が変わるたびに、ハミルトニアンも変化しながら時間発展していくことが予想される。これは、生物系が初期状態に非常に敏感で外界からの影響に対して柔軟に対処しながら変化してゆくことから、生物系特有のダイナミクスと密接に関わっていることが考えられる。すなわち、この自己場の効果で、初期状態や外界からの入力に大きく依存する生物系特有の性質が現れると考えられる。シミュレ



ーションをするときにはこのことを注意しなければならない。

但し、このハミルトニアンの方が、元のニューロン方程式の近似というべきものであって、神経回路網理解のための表現以上の意味を持たせるときには注意を要する。適切な自己組織化が行われるための温度領域がどうなっているかなど、逆にこのハミルトニアンを用いたモンテカルロシミュレーションによって調べることも可能であろう。



## 第6章 総括と結論

本章では、まず各章で得られた結果のまとめを総括し、最後に本研究全体を通じての結論を述べる。

第1章は序論である。この研究の背景及び目的を述べ、更に本論文の構成を記述している。

第2章では、層内側抑制結合のある2層モデルを導入し、このモデルの膜電位の発展方程式を提出し、方程式の中の変数を無次元化した。更に層間の結合強度の学習方程式を書き、これに断熱近似とアンサンブル近似を用いて平衡受容野の方程式を導出した。元の方程式は第1層の全てのニューロンから、第2層の全てのニューロンへの結合を含み、無限個の入力パターンを受けける可能性のある、解析の非常に困難なものであった。平衡受容野の方程式の形に書くことによって、解析的取扱が容易になるだけでなく、計算機で計算可能な時間で平衡状態を求め、それに近い状態からの時間発展を追うというシミュレーションを行うことが可能となった。

ここで求めた方程式は、敢えて第2層と第1層の次元を限定しなかった。これにより、ニューロンに一次的な番号付けを行うことによって、方程式を形式的に1次的に書くことができた。このため、ニューロンの空間的配置を結合強度の分布に反映させることによって、どのような次元を表現することも可能となる汎用性の高いモデルになっている。このことは、以降の章でより複雑な系を、解析的に取り扱うにあたって非常に有用となった。

第3章では、側抑制を持つ1次元層あるいは2次元層から、1次元層への結合を持つ、単純化されたニューロン系の性質を、理論的解析及びシミュレーションによって明らかにすることができた。興奮クラスターが存在するための条件、無入力に対して興奮が生じないための条件、静止膜電位からの時間発展を仮定したときに興奮が生ずるための条件等から、未知パラメーターを



決定してゆくために有用な、未知パラメーター間の関係式を導くことができた。特に静止膜電位からの時間発展を仮定したときに興奮が生ずるための条件は、連続体近似のモデル(Takeuchi and Amari, 1979)に形式的に、本研究のモデルをあてはめた結果とも矛盾しない。これらの条件にあてはまるパラメーターを用いたために、シミュレーションを有効に行うことができた。パターンを疎らに提示したときに受容野がブロック化した解が得られた。ブロック状の初期結合を与えたときに、ブロック状の受容野が得られた。頻度の高い入力情報を好むニューロンが増加する現象が見られた。これは、生理学実験(Blakemore and Cooper, 1970)で示されている結果と定性的に対応のつく結果である。第1層が2次元の場合も、入力パターンが1次元的な方向 $\theta$ というパラメーターのみに依っている場合は、第1層が1次元のモデルと本質的に変わらないことがわかった。これは、外界からの入力の全てを含むパターン間の空間相関 $v_{\mu\nu}^{(i)}$ が中心が大きくなった単峰の形をしているのに対し、一次元的なパラメーターを持つ入力アンサンブルの場合も同様に中心が大きくなった単峰の相関を持つために、どちらの場合も同様な寄与をするためであることがわかった。Hebbの学習規則によっても、実験で観測されているような、スリットの角度情報を空間的な位置情報に変換する連続的マッピングを示すことがわかった。このことは、角度情報という抽象的な情報を、具体的なニューロンの位置に対応付けるという点で興味深い結果である。

第4章では、2次元的にニューロンが配置された第1層から、やはり2次元的にニューロンが配置された第2層への結合を持ち、第2層内には側抑制の層内結合を持つニューロン系の性質を理論的解析によって調べ、平衡状態のニューロン系の振舞いを明らかにすることができた。興奮クラスターが存在するための条件、無入力に対して興奮が生じないための条件、静止膜電位からの時間発展を仮定したときに興奮が生ずるための条件等から、未知パラメーターを決定するのに役立つ未知パラメーター間の関係式を導くことができた。これらの条件は1次元モデルで行なわれたものと同じ方法に依って求めたが、2次元モデルにおいては興奮クラスターの形状を決めることができないため



に、円形の興奮クラスターを仮定して導いた。さらに、2次元モデルでは或ニューロンへの全入力の大さを、1次元モデルのときのように容易に知ることができないので、いくつかの仮定をし、実際に数値計算を途中まで行ってみて、望ましい全入力の大さを求め、これを用いて他のパラメーターを決定した。これらの条件にあてはまるパラメーターを用いたために、シミュレーションを有効に行うことができた。特に、2次元モデルでは、1次元モデルの時に比べて許されるパラメーターの範囲が非常に狭い。このため、これらの条件を知らなかったら、平衡状態の方程式を満たす解すら得られなかっただろう。この意味において、これらの条件式は本研究の重要な結果となっている。

平衡状態の解をもとに、各ニューロンの受容野を求めることができた。棒状の受容野や、反転した棒状の受容野が得られた。受容野は生理学実験では普通に調べられているものであるが、理論的解析には大規模なシミュレーションを行わなければならない、これを理論的に示す理論研究は少ない。本研究では平衡状態の全受容野の方程式を用いることによってこれが可能になった。

第2層内で最も反応するパターンの分布を示した最大応答野を求めた。最大応答野の中ではそれぞれの方向に反応するニューロンが、或一定の大きさで棲み分けてクラスターを作っていることが分かった。

出力関数の傾きを急にすると特定の方向を好むニューロンが増加する。また、閾値を大きくしても同様の結果が得られた。各入力パターンに対する影響野を求めることができた。ある方向に反応するニューロンは縞状に分布していることがわかった。出力関数の傾きが小さいときには、全てのニューロンが全ての入力パターンに対して同程度の反応を示すようになる。従って、出力関数の傾きは小さすぎても大きすぎてもいけないことがわかった。

平衡状態として、弱いレチノトピーと方位選択性の弱い連属性が、混在している状態が得られた。これは、空間次元と方向の次元を合わせた3次元の情報、第2層の2次元の中にうまく折り畳んだ自己組織化が生じるという



意味において非常に興味深い結果である。

第5章では、学習の平衡状態の方程式を、スピン系の平均場方程式に変換することによって神経回路網に対応するスピン系のハミルトニアンを導出することができた。このスピン系の上向きスピンのサイト磁化の作る磁区が、ニューロン系の全受容野に対応している。生物系のモデルが、物理系の全く異なる形式のモデルとして表現できることは、驚くべき結果と言えよう。

このアナロジーによって、確立された物理学の処方による理解をすることができ、生物系の理解をより深めることができた。

また、第4章とも関連して、2次元モデルの出力関数の傾きによって平衡状態の解が異なる現象を、傾きを決めるパラメーター $T$ を統計力学のエネルギーを単位とする温度と見なすことによってスピン系の秩序化の度合として理解することができた。

ハミルトニアンの中で縦方向の相互作用が外界からの情報を表し、横方向の相互作用が系に始めから与えられている情報を表すことから、アンサンブル入力を受けている系のニューロンの状態が、教育軸方向と遺伝軸方向の相互作用を受けている両軸の交差する点のスピンの平衡状態であるという理解が可能となった。

ハミルトニアンの自己場の項によって、ハミルトニアンに必然的に数値計算の初期状態が含まれてしまうために、同じパラメーターを持つ系でも初期状態の設定の仕方によっては、様々な解が出現し得ることが示された。このことから、実際にシミュレーションを行ってダイナミクスを調べる場合にも、この自己場の効果で、初期状態や外界からの入力に大きく依存する生物系特有の性質が現れるとことが予想される。

第6章は本章である。

以上、結論を一言で要約すると、



(1)側抑制を持つ2次元の神経回路網で、方向選択性の自己組織化が起こることを示すことができた。

(2)側抑制を持つ神経回路網の基本的性質を、解析的方法及びシミュレーションで明らかにすることができた。

### 今後の問題

Hebb則を用いた本研究の結果、Hebb則固有の問題も明らかになってきた。特に軸索の広がり的人工的に制御していたものを、学習規則の中に取りこんだモデルの提出が望まれる。

神経回路網のダイナミクスを調べる場合にも、数値計算をするときに生じてきたような不安定性が存在することは十分考えられることである。特に閾値を平衡状態が安定に存在するように設定(固定)した場合、時間発展の初期の初期結合が広がっている段階では入力に閾値に対して大きすぎて、第2層全体が興奮してしまうことが考えられる。このようなことを防ぐためにダイナミクスを調べるシミュレーションにおいても回路網全体が興奮してしまわないように閾値の制御を行う必要があることが予想される。第4章で用いた閾値制御の方程式は、数値計算を安定に行って平衡状態の解を得るために導入されたものであるが、これをダイナミクスを調べる場合に用いることも必要であろう。このようなシミュレーションにおいてはハミルトニアンの自己場の項によって、初期状態や外界からの入力に大きく依存したものとなることが予想できる。従って、これを考慮して初期状態を設定することも大切である。

また、本研究のモデルが、ある程度緩やかな結合が形成された後の自己組織化を取り扱っているのに対し、神経結合が出来始める最も初期の段階では、第2層のニューロンは、結合を持っていないために興奮できない。そこで第2層の興奮が起こらなくても結合強度を強めて行ける最も初期の段階も



含むようなモデルを考えることも興味深い問題である。付録C, Dで、このような事を踏まえたモデルの提案をする。

第5章で神経回路網2層モデルに対応する Ising スピン系のハミルトニアンが求められたが、適切な自己組織化が行われるための温度領域がどうなっているかなど、逆にこのハミルトニアンを用いたモンテカルロシミュレーションによって調べることも可能であろう。しかしこのハミルトニアンの方が、元のニューロン方程式の近似というべきものであるので、神経回路網の理解のための表現以上の意味を持たせるときには注意を要する。

このように単純なモデルにおいても、教師信号を持たない自己組織化の結果、外界に適応したニューロン結合が形成されることは、文字認識や言語認識のような問題を扱う教師信号を持たない神経回路網モデルに応用することも、可能になってゆくと考えられる。



## 謝辞

応用物理学科応用数理物理学講座の猪苗代教授に感謝の意を表します。神経回路網という比較的新しい研究分野に興味を持つきっかけを下さったのも猪苗代教授のおかげです。猪苗代教授が、神経網の論文を読む機会を与えてくださらなければ、本研究も無かったことでしょう。本研究の成果は、実験事実を全て盛りこむのではなく、最も本質的なところを抜き出してモデルを構築し、試行錯誤を繰り返し、またモデル構築を段階的に行ってゆくという、地味ではあるが一步一步着実に進んでゆく研究方法によったことにより、初めて成し遂げられたものです。猪苗代教授は、私がこの本来当面であるはずのことの大切さに気付いていないことを、研究の初期の段階で見抜き、指導してくださいました。論文の書き方、学会での発表の仕方、研究者のいろはを教えてくださいましたのは、猪苗代教授でした。本当に、適当な感謝の言葉も思いつかないほどです。

側抑制2層モデルの研究を始める直接のきっかけとなったのは、1988年7月に東北大理学部で行なわれた、東大工学部の甘利俊一先生の集中講義でした。このきっかけを下さった甘利先生に感謝致します。脳という複雑な対象を、かくも美しい理論にまとめあげることが出来るものかと感動したことは、今でも忘れません。甘利先生には、その後も先生の講義録を『物性研究』に掲載するにあたり数々のご指導を頂きました。本当にありがとうございます。また、応用物理学科に属する私に甘利先生の講義を聴講する機会を与えてくださり、甘利先生の講義録を『物性研究』に掲載する機会を与えてくださった物理学科の都築教授に心から感謝します。この講義録を作る作業のおかげで、この研究の基本的バックグラウンドを固める事ができました。また、この講義録を作るにあたっても猪苗代教授に意味不明瞭な点等を指摘して頂きました。

審査にあたってくださいました、東北大工学部の滝本教授、山本教授、渡辺教授、松原助教授には論文に対する問題点の討論や発表の表現などに対する御指導を頂きました。心から感謝致します。また山本教授には特に脳神経生理学の立場からの御助言や、セロトニンの役割等についての御教示を頂きあ



りがとうございました。

猪苗代教授を始めとして、松原助教授、白倉助手には発表のときのプレゼンテーションの仕方についても繰り返しアドバイスを頂きました。本当にありがとうございます。

浜中氏、野中氏、武者氏、金澤氏をはじめとして、研究室の皆様へ感謝致します。皆様のおかげで、研究室ゼミなどで有益な議論をすることが出来、著者の理解を一層深めることが出来ました。

最後に、付録の細胞内機構を考えたモデルを構築するにあたり、東北大学術ネットワークシステム(TAINS)の電子掲示版(BBMS)上で、シリンダー内のイオンの拡散について化学工学科の鈴木睦教授、医学部第一薬理の八木直人氏、金属工学科の渡邊雅俊氏をはじめとして、多くの方々からアドバイスを頂きました。本当にありがとうございました。



付録 1. 型番 100 の変換係数と変換係数の関係

型番 100 の変換係数  $k_1$  を停止電位  $e_1$  から変換係数  $k_2$  を停止電位  $e_2$  の変換係数  $k_3$  で減次元化し、

$$k_3 = \frac{(k_1 - e_1)}{e_2} \quad (A.1)$$

とする。型番 100 の変換係数  $k_1$  を停止電位  $e_1$  から変換係数  $k_2$  の変換係数  $k_3$  で減次元化すると、

$$k_3 = \frac{(k_1 - e_1)}{e_2} \quad (A.2)$$

### 付録

となる。型番 100 の変換係数  $k_1$  を停止電位  $e_1$  から変換係数  $k_2$  の変換係数  $k_3$  で減次元化すると、

$$k_3 = \frac{(k_1 - e_1)}{e_2} \quad (A.3)$$

$$k_3 = \frac{(k_1 - e_1)}{e_2} \quad (A.4)$$

が得られる。また、型番 100 の変換係数  $k_1$  を停止電位  $e_1$  から変換係数  $k_2$  の変換係数  $k_3$  で減次元化すると、

$$k_3 = \frac{(k_1 - e_1)}{e_2} \quad (A.5)$$

$$k_3 = \frac{(k_1 - e_1)}{e_2} \quad (A.6)$$

とする。これらの変換係数  $k_1$  を停止電位  $e_1$  から変換係数  $k_2$  の変換係数  $k_3$  で減次元化すると、

$$k_3 = \frac{(k_1 - e_1)}{e_2} \quad (A.7)$$



付録A. 規格化及び無次元化された量と元の量との関係

膜電位 $u_i'$ を静止電位 $\phi_0$ から測った電位を静止電位の大きさ程度の電位 $\lambda$  ( $\sim |\phi_0|$ )で無次元化し,

$$u_i = \frac{(u_i' - \phi_0)}{\lambda} \quad (\text{A.1})$$

とする. 閾値も同様に静止電位からの大きさをはかり無次元化すると,

$$h = \frac{(h' - \phi_0)}{\lambda} \quad (\text{A.2})$$

となる. 同様に外部入力及び第2層からの入力を無次元化すると,

$$A_i = \frac{A_i'}{\lambda} \quad (\text{A.3})$$

$$F_i = \frac{F_i'}{\lambda} \quad (\text{A.4})$$

が得られる. またパルス頻度 $z_i'$ ,  $x_k'$ を最大値 $z_{max}'$ ,  $x_{max}'$ で規格化することにして, 規格化された入力と出力をそれぞれ,

$$x_k = \frac{x_k'}{x_{max}'} \quad (\text{A.5})$$

$$z_i = \frac{z_i'}{z_{max}'} \quad (\text{A.6})$$

とする. これらの変数変換のもとで, 各結合強度及び出力関数は,

$$s_{ik} = \frac{s_{ik}' x_{max}'}{\lambda} \quad (\text{A.7})$$



$$w_{ij} = \frac{w_{ij}' z_{maz}'}{\lambda} \quad (\text{A.8})$$

$$f(x) = \frac{f'(\lambda x)}{z_{maz}'} \quad (\text{A.9})$$

のような変換をしたものでなくてはならない。



## 付録B・膜電位の定常値の時間変化

((2.15)式)で表される,  $\mu$  番目のパターンを提示したときの第1層からの入力  $A_i^\mu$  は,  $\langle s_{ik} \rangle$  の時間変化(2.13)に応じて, ゆっくりと変化している. この第1層からの入力の時間変化を表す方程式は, (2.13)式の両辺に  $x_k^\mu \text{ Arbor}(i, k)$  をかけて  $k$  で和をとると,

$$\tau' \dot{A}_i^\mu = -A_i^\mu + c \sum_{\nu=1}^M p_\nu v_{\mu\nu}^{(i)} \bar{z}_i^\nu \quad (\text{B.1})$$

のように求めることができる. 但し,  $x_k^\mu$  を提示してから, 入力  $A_i^\mu$  の値が変化しなくなるまでの過渡的な第1層から第2層までの信号伝達速度の関係する時間変化は無視した. ここで, (2.14)式を  $A_i^\mu$  について書いてから両辺の時間微分をとると,

$$\begin{aligned} \dot{A}_i^\mu &= \dot{u}_i^\mu - F_i^\mu \\ &= \sum_{j=1}^N \left\{ \delta_{ij} - w_{ij} \frac{\partial f(x)}{\partial x} \Big|_{x=u_j^\mu} \right\} \dot{u}_j^\mu \\ &= \sum_{j=1}^N Q_{ij}^{(\mu)} \dot{u}_j^\mu \end{aligned} \quad (\text{B.2})$$

となる. 但し,  $\delta_{ij}$  はクロネッカーの記号である. 行列  $Q_{ij}^{(\mu)}$  は,  $f$  が(4.7)式で表わされるロジスティック関数の場合には,

$$\begin{aligned} \{Q_{ij}^{(\mu)}\}^{(\text{Logistic})} &= \delta_{ij} - w_{ij} [f(x) \{1 - f(x)\}]_{x=u_j^\mu} \\ &= \delta_{ij} - w_{ij} z_j^\mu (1 - z_j^\mu) \end{aligned} \quad (\text{B.3})$$

と書き表され,  $f$  が(4.7)式で  $T \rightarrow 0$  とした極限と考えられるステップ関数の場合には,  $z_j^\mu \rightarrow 1 \text{ or } 0$  となるから,



$$\{Q_{ij}^{(\mu)}\}^{(T=0)} = \delta_{ij} \quad (\text{B.4})$$

と書くことができる。この行列  $Q_{ij}^{(\mu)}$  に逆行列が存在する場合は、(B.2)式より、

$$\begin{aligned} \tau' \dot{u}_i^\mu &= \tau' \sum_{j=1}^N Q_{ij}^{(\mu)-1} A_i^\mu \\ &= - \sum_{j=1}^N Q_{ij}^{(\mu)-1} u_j^\mu + \sum_{j=1}^N Q_{ij}^{(\mu)-1} \left\{ F_j^\mu + c \sum_{\nu=1}^M p_\nu v_{\mu\nu}^{(i)} \overline{z}_i^\nu \right\} \end{aligned} \quad (\text{B.5})$$

と書くことができ、これは膜電位の定常値の、結合強度の学習による時間変化を記述する方程式である。平衡状態では左辺の時間微分が0になるので、(2.19)式を得ることができる。この方程式の時間発展を調べることによって、結合強度の学習による膜電位の時間発展を知ることができるので、任意の時間における受容野及び結合強度は(2.17)及び(2.18)式によって得ることができ、非平衡状態も取り扱うことができる。



### 付録C. 生理学的な知見についてのまとめ。

神経系のマクロな振舞いを調べる方法として、個々のシナプスの可塑性に着目し、シナプスの状態を中心に調べてゆく方法と、個々のニューロンの膜電位の状態を中心に考え、各シナプスの結合強度を、まとめてニューロン同士のトータルの結合強度とみなし、自己組織化をこのニューロン同士のeffectiveな結合強度の可塑性として捉える方法が考えられる。これらの方法は近似的に互いに双対の関係にあり、どちらにも長所と短所がある。例えば眼優位性カラムをシナプス面の結合パターンとして表示する実験結果を示そうとした場合、前者の方法に依るほうが有利である。逆に、受容野を求めようとした場合、どうしてもニューロンの興奮状態に立ち返らなくてはならない。こういった意味で、両者は厳密に双対なのではなく、近似的に変換可能な方法なのである。本研究は、一貫して後者のニューロンの興奮の状態を中心としたモデルを取り扱ってきた。本研究では、ニューロンを素子として取り扱うときに、学習のモデルもニューロンの興奮を中心に考えたHebb則を用いたために、遠方のニューロンとも結合を持ってしまう等の問題が生じてきた。これを踏まえて、今後の研究ではニューロンを素子として扱いつつも、学習のモデルでは、シナプスの機構も考えた方法を用いる必要があるだろう。

以下で簡単に、シナプス機構として知られるようになったものの中で、自己組織化のモデルを構築するために有用と思われるものを列挙する(順不同)。

- (1) 高頻度刺激のあったシナプスで伝達物質の増加が起こる(Alkon, 1989).
- (2) 長期増強が生じない程度のテタヌス刺激でも、近くのシナプスに同時に与えられた場合、長期増強が生じる(連合入力 of 協力性).
- (3) カルシウムイオンがシナプス後部に流入すると長期増強が起こる(津本, 1988).
- (4) NMDAレセプターにリンクしたイオンチャネルはカルシウムイオンを通す(MacDermott, et al., 1986).



- (5) NMDAレセプターにリンクしたカルシウムイオンチャネルは膜電位依存的にマグネシウムイオンによってブロックされる(Nowak, Bregestovski and Ascher, 1984).
- (6) NMDAレセプターにリンクしたカルシウムイオンチャネルは一定以上の脱分極(0mVぐらい)が持続すると作動する(図C.1) (MacDonald, 1982).
- (7) カルシウムイオンが流入しすぎるとニューロンは死ぬ(Choi, 1987, 林譚, 1952).
- (8) ニューロン興奮が起きなくても長期増強は起こる(小倉, 1990).
- (9) 連続的な刺激が継続するとシナプス後電位が低くなってくる(図C.2)(後藤, 1988).

放出可能なシナプス小胞の総数を $N_0$ とする. 一回の刺激で放出される確率を $P$ とおくと, 最初の1発の刺激で放出される小胞の数は,

$$N_1 = P N_0 \quad (\text{C.1})$$

$i$ 番目の刺激で放出される小胞の個数は,

$$N_i = P \left( N_0 - \sum_{k=1}^{i-1} N_k \right) \quad (\text{C.2})$$

これを解いて,

$$N_i = P N_0 (1 - P)^{i-1} \quad (\text{C.3})$$

(図C.1)より,  $P = 0.03 \sim 0.05$ ぐらいである. また, 外界のカルシウム濃度を10倍にしたとき, 放出確率も $P \approx 0.2$ 程度に増大する.

- (10) レセプターチャネルによるイオンコンダクタンス.

伝達物質(A), レセプター(R)に対して反応論的に,





と書け、化学平衡において解離定数は、

$$K_D = \frac{[A][R]}{[AR]} \quad (\text{C.5})$$

と書ける。全レセプター濃度 $R_0$ は保存されるとすると、

$$R_0 = [R] + [AR] \quad (\text{C.6})$$

これら、(C.5),(C.6)より、

$$[AR] = \frac{[A] R_0}{K_D} \frac{1}{1 + \frac{[A]}{K_D}} \quad (\text{C.7})$$

また、イオンのコンダクタンスはこの伝達物質の結合したレセプターの量に比例しているのだから、

$$g = C [AR] \quad (\text{C.8})$$

これを、図示したものが(図C.3)である(Shozushima,1984). 従って、イオンコンダクタンスは、伝達物質の濃度 $[A]$ 、全レセプター濃度 $R_0$ 、解離定数 $K_D$ 、単位濃度あたりのコンダクタンス $C$ 等を用いて、

$$g = \frac{C [A] R_0}{K_D} \frac{1}{1 + \frac{[A]}{K_D}} \quad (\text{C.9})$$

と書くことができる。

コンダクタンスが上がれば、長期増強が起こったということになるから、長期増強を起こすには、

- a).  $[A]$ を大きくする、すなわち伝達物質の量を多くする。



- b).  $R_0$ を大きくする, すなわちレセプターの量を多くする.
- c).  $K_D$ を小さくする, すなわち(C.4)式において左向きの反応を遅くする.
- d).  $C$ を大きくする, すなわち単位チャンネルあたりのコンダクタンスを大きくする.

の4通の方法があることがわかる.

- (11) 可塑性を担うと言われるV層の錐体細胞のシナプスは, スパイン性シナプスが殆どで, それらは全て興奮性である.
- (12) 感受性期に刺激が少なかった視覚野でスパイン密度が減少する(Valverde, 1967).
- (13) Rallの仮定(Rall, 1959).
  - a). 全ての樹上突起は一様に受動的な回路定数を持つ神経膜で作られたシリンダーから成る. (能動回路ではない).
  - b). ニューロンの外部の電位は一様である.
  - c). それぞれのシリンダーは有限長の一次元ケーブルと見なせる.
  - d). 分枝点において膜電位は連続, 心電流は保存される.

これらの仮定を受け入れると, 樹上突起はケーブル方程式で書き表すことができ, 時間についてのラプラス変換を用いて, シナプスからニューロン内の任意の点への複素伝達インピーダンスを求めることが可能である(Buts and Cowan, 1974).

- (14) ニューロンで起きた活動電位が, 樹上突起上のシナプスに及ぼす影響は小さくない(Brock, Coombs and Eccles, 1952a, 1952b).



図C.1 Nowak, et al.(1984)

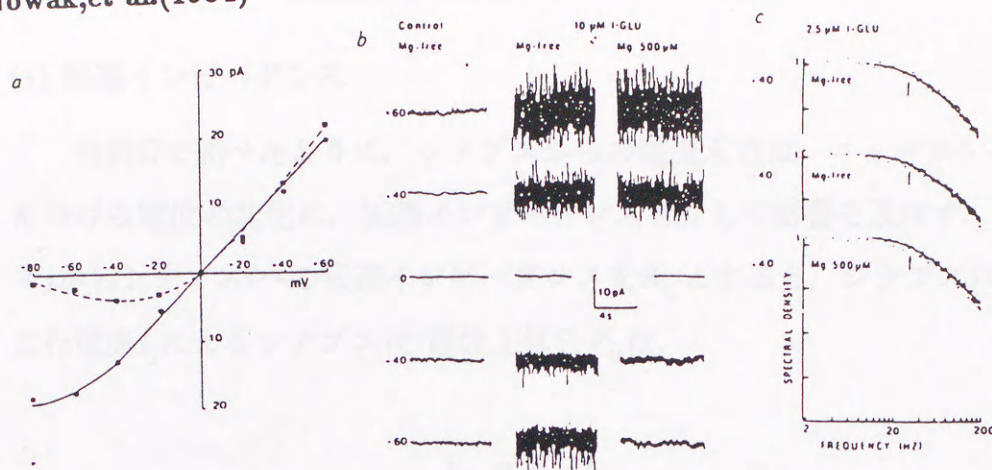


Fig. 1 Glutamate-induced currents in the whole-cell recording mode. *a*, Voltage dependence of the glutamate-induced current. The glutamate-activated current was calculated as the difference between the current measured in control ( $Mg^{2+}$ -free or  $500 \mu M Mg^{2+}$ ) solutions and after addition of glutamate ( $10 \mu M$ ). In a  $Mg^{2+}$ -free solution ( $\bullet$ ), the  $I-V$  relationship is approximately linear between  $+60$  and  $-60$  mV. The bend observed below  $-60$  mV was not observed in all experiments, although in many cases the slope of the  $I-V$  relation was smaller in the negative potential range than in the positive range. In a solution containing  $Mg^{2+}$  ( $500 \mu M$ ) ( $\blacksquare$ ), the currents are reduced at negative potentials, and the  $I-V$  relationship shows a 'negative resistance' region. In the positive potential range, no significant change is observed. *b*, Glutamate-induced current noise. Same experiment as in *a*. The d.c. shift of the current is not illustrated. The control traces shown in the left-hand column were taken in  $Mg^{2+}$ -free solution in the absence of glutamate. The records of the central column were taken after the addition of glutamate ( $10 \mu M$ ) ( $Mg^{2+}$ -free solution), and the records on the right were taken in a solution containing  $Mg^{2+}$  ( $500 \mu M$ ) and glutamate ( $10 \mu M$ ) ( $Mg^{2+}$ -free solution). The control records for  $500 \mu M Mg^{2+}$  solutions (not shown) were identical to those shown for  $Mg^{2+}$ -free. *c*, Power spectra of glutamate-induced current noise. In this experiment, the concentration of glutamate was  $2.5 \mu M$ . Each spectrum was obtained by subtraction of control spectra from spectra recorded in the presence of glutamate. Spectral density: arbitrary units, log scale. The cut-off frequencies are:  $34.5$  Hz (upper record),  $31.8$  Hz (middle record) and  $32.5$  Hz (lower record). These frequencies correspond to respective time constants of  $4.6$ ,  $5.0$  and  $4.9$  ms. Temperature:  $30^\circ C$  (*a*, *b*),  $24^\circ C$  (*c*)

図C.2 後藤(1988)

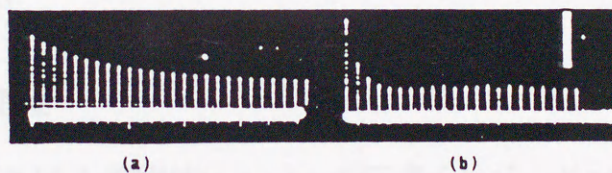
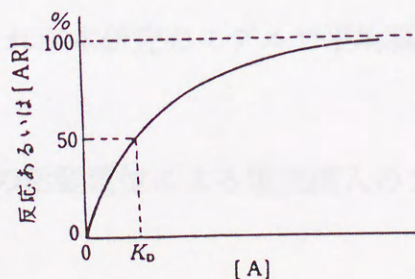


図 39 EPSP の depression

イカの巨大シナプスの前線維を  $5$  Hz で繰り返し刺激。(a) 正常海水 (カルシウム:  $10$  mM), (b) 高カルシウム海水 (カルシウム:  $100$  mM)。縦のスケールは  $20$  mV。

図C.3 Shozushima(1984)





## 付録D. シナプスの可塑性とより現実的なモデルの提案

### (1) 伝達インピーダンス

付録Cで述べたように、シナプスからの電流入力は、ニューロンの各所における電位の変化に、伝達インピーダンスを介して影響を及ぼす。シナプス $j$ からシナプス $i$ への伝達インピーダンスを $K_{ij}$ とすると、シナプス $j$ に流れこむ電流 $I_j$ によるシナプス $i$ の電位上昇分 $V_{ij}$ は、

$$V_{ij} = K_{ij} I_j \quad (\text{D.1})$$

と書ける。この伝達インピーダンスには以下のような関係がある。

$$K_{ij} = K_{ji} \quad (\text{D.2})$$

$$K_{ij} = \frac{K_{il} K_{lj}}{K_{ll}} \quad (\text{但し, } l \text{ は } i \rightarrow j \text{ の path 上にある}) \quad (\text{D.3})$$

$i = j$ の時は入力インピーダンスと見なすことにする。(Koch, Pogio and Torre, 1982).

### (2) 平均膜電位

シナプス $l$ から細胞体(soma)への伝達インピーダンスは、添え字 $s$ を用いて、 $K_{sl}$ のように書くことにする。線形回路網の重ね合わせの定理より、各シナプス $l$ に電流流入 $I_l$ があったときの細胞体のトータルの電位上昇 $V_s$ は、

$$V_s = \sum_{\text{All synapse}} K_{sl} I_l \quad (\text{D.4})$$

と書かれる。これが本研究のモデルで平均膜電位と呼んでいたものに対応する。

付録C(14)の活動電位による電流流入のラプラス変換は、



$$I_s = \int_0^{\infty} q z e^{-st} dt \quad (D.5)$$

と書かれ、このとき $z$ はこのニューロンの出力パルス頻度で、 $q$ はパルスあたりの電流流入量である。全てのシナプスによる電流流入と、活動電位による電流流入によるシナプス $l$ の電位上昇 $V_l$ は、

$$V_l = \sum_{All \ synapse} K_{ll'} I_{l'} + K_{ls} I_s \quad (D.6)$$

と書くことができる。

(D.6)式はそのままでは全てのシナプスからの入力を含んでいるために、解析が困難である。そこで、各シナプスへの伝達インピーダンスを介する電位上昇は、主要なそのシナプス自身の入力と、その近傍のシナプスへの入力及び活動電位の入力を考慮し他の入力は無視できるものとする仮定すると、(D.6)は、

$$V_l = \sum_{some \ synapse} K_{ll'} I_{l'} + K_{ls} I_s \quad (D.7)$$

というように書き換えられる。

### (3) シナプスのコンダクタンス

最大パルス頻度を $f_0$ 、規格化されたパルス頻度を $x$ と書くとパルス頻度は $f_0 x$ と書ける。このパルス頻度を用いると $f_0 x t$ は、刺激が始まってから $t$ だけ時間経過したときのパルスの個数だから、付録Cの(C.3)式の刺激の番号 $i$ としてこれを用いると、伝達物質の時間変化 $A'_0(t)$ は、

$$A'_0(t) = \alpha N_0 P (1 - P)^{f_0 x t - 1} \quad (D.8)$$

と書ける。パルスをならして平均した伝達物質放出量の粗視化した時間 $T$ についての時間変化 $A_0(T)$ は近似的に、



$$A_0(T) = N_0 f_0 \left( \ln \frac{1}{1-P} \right) x (1-P)^{f_0 x T - 1} \quad (\text{D.9})$$

と書くことができる。この、 $A_0(T)$ が伝達物質の濃度変化に直接影響を与え、その時間変化は非常にゆっくりした変化である。

付録Cの(C.4)式において、右向きの反応の速度は、

$$v_r = - \frac{d[A]}{dt} + A'_0(t) = k_r [A] [R] \quad (\text{D.10})$$

である。ここで、 $A'_0(t)$ は(D.8)式によって伝達物質が供給される項で、 $\frac{d[A]}{dt}$ は、シナプス間隙から伝達物質が漏れ出たり、分解されるなどして失われていく効果である。また、左向きの反応の速度は、

$$v_l = - \frac{d[AR]}{dt} = k_l [AR] \quad (\text{D.11})$$

伝達物質の放出の時間変化は非常にゆっくりしたものなので、(C.4)式の化学反応は常に化学平衡にある状態で時間変化するとする。すなわち、右向きの反応速度と左向きの反応速度を等しくおいて整理すると、伝達物質放出の時間的depressionに従った、伝達物質-レセプター結合体の濃度 $[AR]$ の時間発展の方程式は、

$$\dot{\eta} = - \frac{\rho}{\tau} \eta + \frac{R_0}{K_D} \rho^2 A'_0(t) - k_r R_0 \rho^2 \eta \quad (\text{D.12})$$

$$\eta = \frac{[AR]}{R_0} \quad (\text{D.13a})$$

$$\rho = \frac{[R]}{R_0} = 1 - \eta \quad (\text{D.13b})$$

で書き表される。ここで  $K_D$  は解離定数で  $k_l / k_r$  に等しい。これを解くとコンダクタンスの時間変化 $g(t)$ を(C.8)式から得ることができる。すなわち、



入力刺激が長時間持続しても、シナプス小胞が枯渇することによる depression のためにコンダクタンスは大きなままではいられない。この結果は、全シナプス小胞数  $N_0$ 、全レセプター濃度  $R_0$ 、化学反応速度定数  $k_r$ 、解離定数  $K_D$  等を実測することができれば、定量的な比較も可能である。

更に、放出されてくる伝達物質の粗視化した時間  $T$  における時間変化  $A_0(T)$  は化学平衡に達するまでの速度に比べて十分遅いと考えられるので、(D.12) 式の化学平衡が成立しているとみなせる時間スケールで、伝達物質-レセプター結合体の濃度  $[AR]$  を求めると、粗視化した時間スケールで (depression の時間スケールで) の  $[AR]$  の時間変化を断熱近似を用いて求めることができる。

$$\begin{aligned}
 [AR](T) &= R_0 \eta(T) \\
 &= \frac{R_0}{2} + \frac{R_0}{2k_i} A_0(T) + \frac{1}{2\tau k_r} \\
 &\pm \left\{ \left( \frac{R_0}{2} + \frac{R_0}{2k_i} A_0(T) + \frac{1}{2\tau k_r} \right)^2 - \frac{R_0^2}{k_i} A_0(T) \right\}^{\frac{1}{2}} \quad (D.14)
 \end{aligned}$$

となる。ただし、 $T$  は粗視化した時間である。簡単のため伝達物質の漏れは殆ど無いとすると。

$$[AR](T) = \frac{R_0}{k_i} A_0(T) \quad (D.15)$$

この伝達物質-レセプター結合体の数に比例した数のイオンチャネルが開く事によってイオン電流が流れこむのだから、単位  $[AR]$  あたりのコンダクタンスを  $C$  とするとシナプスのコンダクタンスの粗視化した時間における変化は、(C.8) 式より

$$g(T) = C [AR](T)$$



$$= \frac{C R_0}{k_l} A_0(T) \quad (D.16)$$

のように書くことができる.

#### シナプスへの流入電流

上で求めたシナプスのコンダクタンスを用いるとシナプスへの流入電流は,

$$\begin{aligned} I'(t) &= g(T) \{E' - V'(t)\} \\ &= g(T) \{E' - Z'_{in}(t) * I'(t)\} \end{aligned} \quad (D.17)$$

を解いて求められる. ただし, "\*" は畳みこみ積分を表す. これによると, 飽和電位  $E$  及び入力インピーダンス  $Z'_{in}$  の変化によって流入電流が変わるので, 学習は, これらのパラメーターの変化として捉えることができる可能性がある. 簡単のためシナプス流入電流はコンダクタンスの変化に追従して変化すると仮定し, シナプス電流は常に定常を保ちながら粗視化した時間において, コンダクタンス変化に従って変化してゆく. そこで, シナプス電流の定常値の粗視化した時間における時間変化を求めるために, (D.17)式でコンダクタンスを定数のように扱って, 両辺をラプラス変換すると(Koch, Pogio and Torre, 1982),

$$I = g(T) (E - Z_{in} I) \quad (D.18)$$

となり, 流入電流のラプラス変換は,

$$I = \frac{E g(T)}{1 + g(T) Z_{in}} \quad (D.19)$$

のように求まる. 但し,  $E$ ,  $Z_{in}$  はそれぞれ  $E$ ,  $Z'_{in}$  のラプラス変換である.

(D.16)及び(D.19), 付録C(10)の結論, ローカルなシナプスの状態で学



(D.16)及び(D.19), 付録C(10)の結論, ローカルなシナプスの状態で学習が起きること, 小胞体の放出確率が増加した場合最初の刺激に対する放出量は増加するが, 減衰する早さも早くなることなどを考えると, シナプスの長期増強に影響を及ぼしているパラメーターの候補として,

- a) 全レセプター濃度  $R_0$
- b) 小胞体の放出確率  $P$
- c) 小胞体の全数  $N_0$  を上げることができる.

#### シナプスの学習モデル

(D.9)式を(D.19)式に代入して整理すると, シナプス  $l$  における流入電流は

$$I_l = \frac{b g_l f_0 \left( \ln \frac{1}{1 - P_l} \right) x_l (1 - P_l)^{f_0 x_l T - 1}}{1 + a_l g_l f_0 \left( \ln \frac{1}{1 - P_l} \right) x_l (1 - P_l)^{f_0 x_l T - 1}} \quad (\text{D.20})$$

となり, 入力パルス頻度  $x_l$  と粗視化した時間  $T$  の関数である. 但し,

$$a_l = Z_{in}^{(l)} C \alpha \quad (\text{D.21})$$

$$b = E C \alpha \quad (\text{D.22})$$

$$g_l = \left\{ \frac{R_0 N_0}{k_r K_D} \right\}_l \quad (\text{D.23})$$

である. 付録Cで考察したこと等から, これらのパラメーターの中で可塑性を持つと考えられるのは,  $g_l$  又は  $P_l$  であると考えられる. ここで  $g_l$  については, 候補として挙げた構成する量のうちでどの量が可塑性を担っているかということを明らかにしなくても, 換算したパラメーター  $g_l$  の可塑性としてまとめることができることに注意する. そこでこれらのパラメーターが



流入が無い場合に減衰すると仮定して学習方程式を書くと,  $g_l$ ,  $P_l$  それぞれの場合に

$$\tau' \frac{\partial P_l}{\partial T} = -P_l + c I_l^{Ca^{2+}}(T) \quad (D.24)$$

又は,

$$\tau' \frac{\partial g_l}{\partial T} = -g_l + c I_l^{Ca^{2+}}(T) \quad (D.25)$$

となる. 但し, 右辺第2項はカルシウムイオン流入量の粗視化した時間における変化で, NMDAレセプターチャネルが電位依存的に開閉する機構(付録C(5))を表す, 閾値(付録C(6))を持つ関数  $\Psi$  を用い, シナプス  $l$  における膜電位  $V_l$  の関数として,

$$I_l^{Ca^{2+}} = \Psi(V_l) \quad (D.26)$$

と書くことができる.

#### 層間結合強度とシナプス結合強度の関係

(D.20)式の線形近似,

$$\begin{aligned} I_l &= b g_l f_0 \left( \ln \frac{1}{1 - P_l} \right) \frac{1}{1 - P_l} x_l \\ &\equiv \psi_l x_l \end{aligned} \quad (D.27)$$

を仮定すると, 結合強度  $\psi_l$  がカルシウムイオン流入量に比例して変化し(cf. 付録C(3)), カルシウムイオン流入が無い場合に減衰すると仮定して結合強度  $\psi_l$  の学習方程式を書くと,



$$\tau' \frac{\partial \psi_l}{\partial T} = -\psi_l + c I_l^{Ca^{2+}}(T) \quad (D.28)$$

となる。この結合強度を用いて本研究の層間結合強度 $s_{ik}$ を書くと、

$$s_{ik} = \sum_{l \in k} K_{sl} \psi_l \quad (D.29)$$

となる。ただし、 $\sum_{l \in k}$ は入力層のニューロン $k$ から出ている軸索の終末にあるシナプス $l$ についての和を表す。(D.24), (D.25), (D.28)という3つの学習方程式が提出されたが、実際の神経系の可塑性を最もよく記述している方程式がどの方程式なのかを決めるには、可塑性を担っている量は何であるかを知る必要がある。しかし、それぞれの方程式を仮定してシミュレーション等を行ったときに、その結果が最も神経系の可塑性をよく記述しているモデルの仮定が現実の神経系に近いものであると考える「構成的方法」も重要である。



## 参考文献

- Alkon,D.L. (1989) Memory storage and Neural system, SIENTIFIC AMERICAN **19(9)** ,52-64
- Amari,S. (1988) Mathematical theory of self-organization in neural nets., In: Seelen W von, Shaw G, Leinhos UM (eds) Organization of Neural Networks, VCH, Weinheim: pp399-413
- Ashcroft,N.W., Mermin,N.D. (1976) Mean field theory in Chapter 33. In: Solid State Physics. Holt Rheinhart and Winston, Saunders Colledge, Philadelphia: pp715
- Blakemore,C. and Cooper,G.F. (1970) Development of the brain depends on the visual environment, Nature **228** ,477-478
- Blasdel,G.G. and Salama,G. (1986) Voltage-sensitive dyes reveal a modular organization in monkey striate cortex, Nature **321** ,579-585
- Brock,L.G., Coombs,J.S. and Eccles,J.C. (1952a) The nature of the mono synaptic excitatory and inhibitory processes in the spinal cord., Proceedings of the Royal Society of London, Series B , **140** , 169-176
- Brock,L.G., Coombs,J.S. and Eccles,J.C. (1952b) The recording of potentials from moto-neurones with an intracellular electrode, J.Physiol. **117** ,431-460
- Buts,E.G. and Cowan,J.D. (1974) Transient potentials in dendritic systems of arbitrary geometry., Biophysical Journal **14** ,661-689
- Choi,D.W. (1987) J.Neurosci. **7** ,357-368
- Colonnier,M.L. (1966) Brain and conscious experience, In:Eccles,J.C.(Ed.): Berlin-Heidelberg-NewYork:Springer: pp1-21
- Creutzdeldt,O.D., Kuhnt,U. and Benevento,L.A. (1974) An intracellular analysis of visual cortical neurones to moving stimuli: responses in a co-operative neuronal network, Exp.Brain Res. **21** , 251-274



- Grinvald,A., Frostig,R.D., Lieke,E. and Hildesheim,R. (1988) Optical imaging of neuronal activity., *Physiol. Rev.* **68** , 1285-1366
- 後藤秀機 (1984) 『神経と化学伝達』: 東京大学出版会
- Hartline,H.K. (1940) The receptive fields of optic nerve fibers., *Am.J.Physiol.* **130** ,690-699
- 林麟(1952)国際生理学会
- Hebb,D.O. (1949) The organization of behavior,NewYork Wiley,Introduction and Chapter 4 "The first stage of perception: growth of the assembly", pp.xi-xix,60-78
- Hodgikin,A.L. (1948) The local electric changes associated with repetitive action in a non-medullated axon, *J.Physiol.* **107** ,165-181
- Hubel,D.H. and Wiesel,T.N. (1959) Receptive fields of single neurons in the cat's striate cortex., *J.Physiol.* **148** ,574-591
- Hubel,D.H. and Wiesel,T.N. (1963a) Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex., *J.Neurophysiol.* **26** ,994-1002
- Hubel,D.H. and Wiesel,T.N. (1963b) Shape and arrangement of columns in cat's striate cortex. *J. Physiol.* **165** ,559-568
- Hubel,D.H. and Wiesel,T.N. (1974) Uniformity of monkey striate cortex: a parallel relationship between field size, scatter, and magnification factor., *J.comp.Neurol.* **158** ,295-306
- Hubel,D.H. and Wiesel,T.N. (1977) Functional architecture of macaque monkey visual cortex. *Proc. R. Soc. Lond.* **B.198** ,1-59
- Iijima,T. et al. (1989) *Abs Soc. Neurosci.* **19** ,398
- Ito,M.,Sakurai,M. and Tongroach,P. (1982) *J.Physiol.* **324** ,113
- Jahr,C.E. and Stevens,C.F. (1987) Glutamate activates multiple single chan-



nel conductances in hippocampal neurons, *Nature* **325**, 522-525

Kamino, K., Katoh, Y., Komuro, H. and Sato, K. (1989) Multiple-site optical monitoring of neural activity evoked by vagus nerve stimulation in the embryonic chick brain stem. *J. Physiol.* **409**, 263-283

Koch, C., Poggio, T. and Torre, V. (1982) Retinal ganglion cells: A functional interpretation of dendritic morphology, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*. **298**, 227-264

久保田 競, 水野 昇, 山本長三郎 (編) (1990) 脳—可塑性研究の進歩, 朝倉書店

Kohonen, T. (1984, 1988) Self-organization and associative memory. Springer, Berlin Heidelberg New York

Komuro, H., Sato, K., Sakai, T. and Kamino, K. (1989) Spatial pattern of neuronal responses to vagus nerve stimulation in the embryonic chick brain stem: Multiple-site optical recording of electrical activity. *Neurosci. Res. suppl.* **9**, S47

Kuffler, S., Nicholls, J.G. and Martin, A.R. (1984) FROM NEURON TO BRAIN: Sinauer Associates, Inc: pp11

Linsker, R. (1986) From basic network principles to neural architecture: Emergence of orientation columns. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **83**, 8779-8783

McCulloch, W.C. and Pitts, W.A. (1943) A logical calculus of the ideas immanent in nervous activity, *Bull. Math. Biophysiol.* **5**, 115

MacDermott, A.B., Mayer, M.L., Westbrook, G.L., Smith, S.J. and Barker, J.L. (1986) NMDA-receptor activation increases cytoplasmic calcium concentration in cultured spinal cord neurones, *Nature* **321**, 519-522

MacDonald, J.F., Poriatis, A.V. and Wojtowicz, J.M. (1982) L-Aspartic acid induces a region of negative slope conductance in the current-voltage



- relationship of cultured spinal cord neurons, Brain Res. **237** ,248-253
- Malsburg,C. von der (1973) Self-organization of orientation sensitive cells in the striate cortex. Kybernetik **14** ,85-100
- Marr,D. (1969) A theory of cerebellar cortex., J.Physiol. **202** ,437
- Marr,D. (1982) VISION--A Computational Investigation into the Human Representation and Processing of Visual Information--: W.H.Freeman and Company
- Miller,K.D. and Stryker,M.P. (1990) "The Development of Ocular Dominance Columns: Mechanism and Models " (in)Connectionist Modeling and Brain Function --- The DEVELOPPING INTERFACE --- (eds)Stephen Jose Hanson and Carl R.Olson MIT: pp255-350
- Nowak,L., Bregestovski,O., Ascher,P., Herbert,A. and Prochiantz,A. (1984) Magnesium gates glutamate-activated channels in mouse central neurones, Nature **307** ,462-465
- 小倉明彦 (1990) 記憶の細胞機構, バイオトレンド **2(1)** ,99
- Rall,W. (1959) Branching dendritic trees and motoneuron membrane resistivity., Exp. Neurol. **1** ,491-527
- Shozushima,M. (1984) Jap.J.Physiol. **34** ,225
- Takeuchi,A. and Amari,S. (1979) Formation of topographic maps and columnar micro-structures in nerve fields., Biol. Cybern. **35** ,63-72
- Tanaka,S. (1990) Theory of self-organization of cortical maps:mathematical framework. Neural Networks (in press).
- 塚原仲晃 (編) (1988) : 脳の情報処理. 朝倉書店
- 津本忠治 (1988) NMDA受容体とシナプスの可塑性, 神経進歩 **32(4)** ,617
- Valverde,F. (1967) Apical dendritic spines of the visual cortex and light deprivation in the mouse, Exp.Brain Res. **3** ,337-352



Wiesel,T,N. and Hubel,D.H. (1963) Effects of visual deprivation on morphology and physiology of cells in the cat's lateral geniculate body., J.Neurophysiol. **26** ,978-993







